DER MECHANISMUS DES WUCHSSTOFF-TRANSPORTES

von

H. G. VAN DER WEIJ.

Inhaltsverzeichnis.

ABSCHNITT I.

EINFÜHRUNG.

§ 1. Einleitung.

Bei den Untersuchungen, welche in den letzten Jahren im Utrechter Laboratorium über den Zusammenhang von Wuchsstoff mit dem Wachstum und der Krümmung der Avenakoleoptile ausgeführt worden sind, spielt der Transport des Wuchsstoffes eine besonders wichtige Rolle. Es ist F. W. Went in seiner grundlegenden Arbeit schon deutlich gewesen, dass der Wuchsstoff hier nicht durch einfache Diffusion transportiert werden konnte, weil die Geschwindigkeit des Transports dann viel zu gering wäre. Es hat sich weiterhin gezeigt, dass der Wuchsstoffstrom, welcher sich von der Koleoptilspitze in basaler Richtung bewegt, sowohl vom Lichte (F. W. Went 1928 *a* und *b*) als auch von der Schwerkraft (Dolk 1930) abgelenkt wird. Dennoch war von dem Mechanismus dieses Transports nichts anderes bekannt, als dass er einen polaren Charakter habe (d.h. nach F. W. Went (1928 *a*) ist kein Transport des Wuchsstoffes in apikaler Richtung möglich) und mit einer derartigen Geschwindigkeit vor sich geht, dass er nicht auf Diffusion beruhen kann. Wenn die Analyse des Mechanismus des Wuchsstofftransports also schon in diesem Zusammenhang sehr wichtig ist, so bekommt sie ausserdem noch besonderes Interesse, weil es sich hier um eine natürliche Erscheinung handelt. Es ist hier nämlich die Möglichkeit gegeben, die Gesetzmässigkeiten des Transports eines normal in der Pflanze vorkommenden Stoffes mit einer ganz empfindlichen Methode sehr genau zu untersuchen. Die theoretischen Grundlagen der Wuchsstofftransportanalyse habe ich im III. Abschnitt klargelegt. Die technischen Grundlagen werden global im nächsten Paragraphen besprochen, während die Einzelheiten der Methodik im II. Abschnitt, die essentiellen Versuchsergebnisse im IV.

bis VII. Abschnitt behandelt worden sind. Schliesslich habe ich im VIII. Abschnitt versucht, aus den gefundenen Versuchsergebnissen ein Bild vom Mechanismus des Wuchsstofftransports zu entwerfen.

§ 2. Literaturbesprechung.

Wenn ich dazu übergehe, die von mir untersuchte Erscheinung in Zusammenhang mit der Literatur zu besprechen, so kann ich dabei verhältnismässig kurz sein. Ich will dabei ganz vom massalen Transport des Wassers und der darin gelösten Stoffe absehen, erstens, weil es sich dabei um Probleme handelt, welche nur in sehr weit entferntem Zusammenhang mit den von mir studierten Problemen stehen, und zweitens weil eben diese Probleme an und für sich noch überhaupt nicht geklärt sind.

Ich will dann zuerst etwas über die „Avenaliteratur" bezüglich der photo- und geotropischen Reizleitung sagen, verweise aber für die vollständige Literatur auf die Arbeit von F. W. Went (1928 *a* und *b*). Während Boysen Jensen (1910) zuerst die Meinung ausgesprochen hat, die phototropische Reizleitung beruhe auf dem Transport von aus der Koleoptilspitze stammenden Stoffe, ist das erst von Paál (1914, 1919) einwandfrei bewiesen worden. Brauner (1922) findet dasselbe für den geotropischen Reiz, und glaubt auf Grund der von ihm beobachteten starken Protoplasmaströmung in den Zellen der Koleoptile, dass diese Protoplasmaströmung die Diffusion seiner hypothetischen „Hemmungsstoffe" stark beschleunigen wird. Auch F. W. Went (1928 *a*) „konnte an intakten Keimlingen bei mikroskopischer Beoabachtung mit rotem Lichte Protoplasmaströmung beobachten, sogar in den Zellen nahe der Spitze, wenngleich die Strömung dort auch langsam war. Einige Messungen der Strömungsgeschwindigkeit ergaben einen Wert von 0.5—1 mm. in der Minute bei 25° C. *Dieser Wert reicht vollkommen aus, um die Transport-*

geschwindigkeit des Wuchsstoffes zu erklären" (Kursivierung von Went). Er stellt sich dann folgendes vor. „Innerhalb der Zellen findet der Transport demnach mittels Protoplasmaströmung statt, von der einen Zelle zur anderen muss eine Diffusion durch die Zellwand angenommen werden (je kürzer die Zellen, desto kleiner wird die Transportgeschwindigkeit sein; diese wird also auch nach der Spitze zu abnehmen). Die Diffusion geschieht daher durch die Zellwand von Protoplast zu Protoplast; in der Zelle bleibt der Wuchsstoff höchstwahrscheinlich im Protoplasma und kann beim Transport nicht in die Vakuole übergehen, weil er sonst 2 Grenzflächen mehr zu passieren hätte." Er sagt weiter, dass er nicht glaubt, „dass das Protoplasma von zwei jungen neben einander liegenden Zellen diskontinuierlich ist, dass es also eine Grenzfläche zwischen beiden gibt."

Mit diesen Erörterungen von F. W. Went, die einen sehr hypothetischen Charakter tragen, sei die Besprechung der Avenaliteratur, insoferne diese sich auf dem Transport des Wuchsstoffes bezieht, beendet, weil sie bisher nicht angefochten worden ist.

Man kann jedoch nicht sagen, dass die Einsicht, der Stofftransport sei in erster Linie von der Protoplasmaströmung abhängig, allgemein verbreitet ist. Es ist de Vries (1885) gewesen, der zum Schluss kam, dass die Sachs'sche Theorie (1863), dass das Grundprinzip der Stoffwanderung in den lebenden Zellen eine Diffusionsbewegung sei, die durch Umsatz und Verbrauch aufrecht erhalten und reguliert würde, nicht ausreichte, um den Stofftransport zu erklären. Theoretische Erwägungen führten de Vries zu der Folgerung, „dass der Transport der organischen Baustoffe in den Pflanzen vorwiegend durch die Rotation und die Zirkulation des Protoplasma vermittelt wird." Wenngleich diese Ansicht von verschiedenen Seiten [u.a. von Kienitz Gerloff (1891)]

zugestimmt wurde, so ist dennoch Pfeffer (1897) ganz anderer Meinung. Nach ihm dürfte „innerhalb der Zellen eine genügend schnelle Mischung schon durch mechanische Beugungen, durch Temperaturschwankungen, durch Variation des Turgors, der Gewebespannung usw. herbeigeführt werden. In ausgezeichneter Weise wirken natürlich auch Protoplasmaströmungen, die aber unter normalen Verhältnissen in sehr vielen Zellen, gewöhnlich auch in den Zellen des Phloems fehlen. Somit vermögen die Pflanzen die nötige Stoffwanderung auch ohne Hilfe auffälliger Protoplasmaströmungen zu vollbringen, die mit Unrecht von de Vries als entscheidenes Bewegungsmittel angesprochen werden." (Bd I, S 602—603). Auch Bierberg (1909) und Birch—Hirschfeld (1920) glauben nicht an einer allgemeinen Verbreitung der Protoplasmaströmung. Die Arbeit Bierberg's ist dadurch interessant, dass er in bestimmten Fällen wirklich einen beschleunigenden Einfluss der Plasmarotation auf den Transport einiger Salze (in Gegensatz zu ganz verdünnten Farbstofflösungen) beweist. Die Salze wandern nämlich viel schneller durch Blätter von Vallisneria und Elodea, in deren Zellen Protoplasmaströmung stattfindet, als durch Blätter in deren Zellen die Protoplasmaströmung durch Narkose mit Aether eingestellt wurde. Er sagt in seiner Zusammenfassung: „In normalen Zuständen finden wir die Protoplasmarotation nur in denjenigen Pflanzen, resp. Pflanzenteilen, die keine Gefässe besitzen, oder bei denen sie nur unvollkommen ausgebildet sind. Die meisten submersen Pflanzen zeigen trotz des gänzlichen Mangels an Gefässen keine Protoplasmarotation, weil sie rings von ihrem Nährwasser umspült sind und daher Stofftransporte auf grössere Strecken entbehren können. In diesen Pflanzen stellt sich die Rotation nur dann ein, wenn aus irgend einem Grunde ein grösserer oder schnellerer Stofftransport erforderlich ist." „Wenn wir trotzdem bei einigen submersen Pflanzen normaliter

Rotation vorfinden, so wird dies verständlich, wenn man bedenkt, dass bei Chara und Nitella in den lebenskräftigsten Internodien die Hautschicht des Protoplasma nur wenig permeabel ist."

Es ist dies der einzige Fall, dass wirklich eine Abhängigkeit des Stofftransports von der Protoplasmaströmung gezeigt werden konnte. Leider aber hat Frl. Kok (1931), welche in sehr exakter Weise die Untersuchungen Bierberg's nachgeprüft hat, letztere nicht bestätigen können. Frl. Kok findet nämlich nicht den geringsten Einfluss der Plasmarotation auf die Diffusion von Lithiumnitrat und Koffein durch Blätter von Vallisneria.

Die auf der Hand liegende Hypothese von de Vries (1885) ist also noch in keinem Falle einwandfrei bewiesen, sie ist bisjetzt aber die einzige, welche (abgesehen von dem massalen Transport des Wassers und der darin gelösten Stoffe) eine Erklärung für einen schnelleren Stofftransport gibt, als durch einfache Diffusion möglich ist.

§ 3. Die praktischen Grundlagen der Analyse des Wuchsstofftransports.

Schon F. W. Went hat in seiner vielumfassenden Arbeit Versuche bezüglich des Transports des Wuchsstoffes in der Avanakoleoptile ausgeführt (1928 *a*). Er stellte auf ein Agarplättchen eine Anzahl gleich langer, aus Koleoptilen geschnittener Zylinderchen hin. Oben auf diese Zylinderchen wurde nun ein Agarplättchen gelegt, das eine bekannte Menge Wuchsstoff enthielt. Nach einiger Zeit nahm er das Ganze auseinander und bestimmte nach der von ihm eingeführten Methode die Wuchsstoffmengen der beiden Plättchen. In dieser Weise konnte er feststellen, welcher Prozentsatz der ursprünglich im oberen Plättchen vorhandenen Wuchsstoffmenge daraus verschwunden und welcher Prozentsatz im unteren Plättchen angelangt war.

Meine Transportversuche sind im wesentlichen in genau

derselben Weise ausgeführt worden, als die Went'schen.[1]) Auf die technischen Besonderheite wird im nächsten Abschnitt ausführlich zurückgekommen. Ich will aber jetzt schon darauf hinweisen, dass für eine normale Transportbestimmung folgendes notwendig ist:

a. die Gewinnung des Wuchsstoffes in einem Agarplättchen.

b. der Transport des in einem oberen Agarplättchen befindlichen Wuchsstoffes durch eine Anzahl (12) gleich langer (meistens 2 mm.) aus der Avenakoleoptile geschnittener Zylinderchen nach einem anderen (in den meisten Fällen) wuchsstoffreien unteren Agarplättchen.

c. die Bestimmung der Wuchsstoffmengen der verwendeten Agarplättchen (meistens nur des ursprünglich wuchsstoffreien unteren Plättchens).

Um den Verlauf des Wuchsstofftransports zu ermitteln, müssen natürlich verschiedene Transportbestimmungen gemacht werden. Und wenn es sich darum handelt, gleichzeitig den Verlauf des Wuchsstofftransports bei verschiedenen Aussenbedingungen zu bestimmen, so sind mehrere Reihen solcher Transportbestimmungen notwendig. Ich weise darauf hin, dass in einem solchen Falle die Bestimmung der Wuchsstoffmengen von allen gleichzeitig verwendeten Agarplättchen auch gleichzeitig stattfindet. Wenn ich nun im folgenden von einem *Versuch* spreche, so meine ich damit *alle zusammengehörigen, d.h. gleichzeitig verrichteten Transportbestimmungen.*

Ich werde jetzt einige Begriffe bestimmen, welche in dieser Arbeit fortwährend benutzt werden.

Ausgangskonzentration. Im allgemeinen hatten die oberen Agarplättchen von allen zu einem Versuch gehörigen Wuchsstofftransportbestimmungen vor dem Versuchsbeginn die gleiche Wuchsstoffkonzentration. Diese Wuchsstoff-

[1]) Das von mir verwendete Avena-Material war eine reine Linie von „Siegeshafer", Ernte 1930. Ich habe Herrn Dr. Åkerman, Svalöf für die Ueberlassung des Materials sehr zu danken.

konzentration habe ich *Ausgangskonzentration* genannt. Den Masstab der Wuchsstoffkonzentration ist S. 395 festgelegt worden.

Masstab für den Wuchsstofftransport. Die Konzentration des nach Beendigung des Transports in einem Agarplättchen anwesenden Wuchsstoffes habe ich immer als *Prozentsatz der Ausgangskonzentration* (des oberen Agarplättchens) angegeben, und damit also einen relativen Masstab für den Wuchsstofftransport gewählt. Dieser Masstab ist in allen graphischen Darstellungen des Verlaufs des Transports als Ordinate, gegen der Zeit als Abszisse verwendet worden.

Transportintensität und *Transportgeschwindigkeit.* Für diese Begriffe sei auf S. 413, und S. 425 hingewiesen.

Ich habe in dieser Arbeit die Ergebnisse meiner Versuche fast stets als graphische Darstellungen aufgenommen. Nur wenn eine Tabelle die Versuchsergebnisse deutlicher als eine graphische Darstellung zum Ausdruck bringt, sind Versuchswerte in einer Tabelle gesammelt wiedergegeben. Meine Versuchsprotokolle und die Tabellen aller Versuche bleiben aber im botanischen Laboratorium der Utrechter Universität aufbewahrt und sind dort einzusehen.

ABSCHNITT II.

METHODIK.

§ 1. Das Versuchszimmer.

Alle meine Versuche sind in demselben Raum ausgeführt worden, in dem F. W. Went die Untersuchungen für seine grundlegende Arbeit (1928 *a*) verrichtet hat. Da er dort die Einrichtung dieser Kammer mit konstanter Temperatur und Feuchtigkeit ausführlich beschrieben hat, weise ich diesbezüglich auf seine Arbeit hin, und werde

nur die nach Wents Arbeit angebrachten Verbesserungen des Zimmers besprechen.

Die wichtigste Verbesserung ist wohl die Verwendung einer besseren Beleuchtung. Es wurden dazu jetzt die von Schott in Jena in den Handel gebrachten roten und orangefarbigen Lichtfilter (OG 2) verwendet, (vgl. Nuernbergk—du Buy 1932). Wenn das Licht von einer 30 Watt Lampe durch diese Filter fällt, verursacht es, wie Kontrollversuche gezeigt haben, nicht die geringsten phototropischen Krümmungen.

Die Regulation der Feuchtigkeit ist insoferne etwas geändert, als der konstante Wasserstrom jetzt nicht mehr stärker oder schwächer geheizt wird, sondern er wird einfach geheizt oder nicht geheizt. Dabei findet die Erwärmung des Wassers ausserhalb des Versuchszimmers statt, weil die Wasserheizungsvorrichtung dem Versuchszimmer sonst zu viel Wärme abgibt (vgl. Nuernbergk 1932). Die Kapazität dieser Heizungsvorrichtung ist auch viel grösser als früher, somit arbeitet die Feuchtigkeitsregulation viel schneller.

§ 2. Die Wuchsstoffquelle.

In einer vorigen Arbeit, (van der Weij 1931) habe ich u.a. die Frage untersucht, in welcher Weise aus Koleoptilspitzen von Zea Mays eine möglichst grosse Wuchsstoffmenge zu erhalten ist. Es hat sich dabei gezeigt, dass die Wuchsstoffabgabe aus einer Koleoptilspitze in ein Agarplättchen aufhört, sobald die Konzentration des Wuchsstoffes im Agar eine bestimmte Höhe erreicht hat. Dies hat auch schon du Buy (1930) festgestellt. Diese Maximalhöhe der Wuchsstoffkonzentration variiert in den verschiedenen Versuchen ziemlich stark, überschreitet aber in meinen Versuchen weder bei Avena, noch bei Zea jemals eine Grenze von 70°. (auf den Ausdruck: eine Wuchsstoffkonzentration von so und so viel ° komme ich auf Seite 395 zurück). Manchmal war sie auch nicht grösser als 20°.

Es wird ohne weiteres deutlich sein, dass eine derartige Wuchsstoffquelle praktisch grosse Schwierigkeiten mit sich bringt, zumal, wenn es sich darum handelt, immer von einer möglichst gleichen Wuchsstoffkonzentration auszugehen. Ausserdem soll diese Konzentration nicht zu niedrig sein, weil sonst erst ein sehr erheblicher Prozentsatz der ursprünglichen Wuchsstoffkonzentration als Minimum bestimmt werden kann.

Durch die Untersuchungen von Kögl und Haagen Smit, welche die chemische Seite des Wuchsstoffproblems untersuchen, war mir die Möglichkeit geboten, bei meinen späteren Versuchen von einer mehr konstanten und beliebig hohen Wuchsstoffkonzentration auszugehen. Die beiden Untersucher waren nämlich so freundlich, mir nach Wunsch eine wässrige Wuchsstofflösung in der von mir benötigten Stärke zu überlassen. Ich brauche wohl kaum zu sagen, wiesehr das meine Arbeit nicht nur erleichtert, sondern überdies auch insofern gefördert hat, als die Bearbeitung der von mir studierten Probleme nach einem viel breiteren Plan durchgeführt werden konnte, als es sonst möglich gewesen wäre. Ich bin Herrn Prof. Dr. Kögl und Herrn Dr. Haagen Smit dafür zu grossem Dank verpflichtet.

So bekam ich zum Beispiel 5 cc. Wuchsstofflösung einer Konzentration von 300° als Vorratslösung. Wenn ich nun von einer Konzentration von 100° ausgehen will, so bringe ich in ein Reagierglas z.B. 1 cc. meiner Vorratslösung, dann die benötigte Anzahl der Agarplättchen, und fülle die Wuchsstofflösung auf 3 cc. an. Das Reagenzglas wird nun mit einem Kork verschlossen und mindestens 12 Stunden lang im Kühlschrank aufbewahrt. Man ist dann vollkommen sicher, dass die verwendeten Agarplättchen eine vollkommen gleiche Wuchsstoffkonzentration haben, und wenn die Plättchen gleich gross sind (es wurden in meinen Versuchen „normale" und „doppelt dicke"

Plättchen benutzt) auch eine gleiche Wuchsstoffmenge enthalten. Falls ich mit Agarplättchen verschiedener Konzentration arbeiten will, bringe ich eine gleiche Anzahl gleicher Plättchen in z.B. 1 cc. verschieden starker Wuchsstofflösung. Die Wuchsstoffkonzentrationen der Plättchen, nach wenigstens 12 Stunden langem Aufenthalt in den verschiedenen Lösungen im Kühlschrank verhalten sich dann wie die Lösungen selber. Die Vorratslösungen wurden auch immer im Kühlschrank aufbewahrt. Lösungen, welche einmal mit Agarplättchen in Berührung gewesen waren, wurden nicht mehr benutzt.

Es ist bis jetzt noch nicht mit absoluter Sicherheit zu sagen, ob das von Kögl und Haagen Smit aus Harn bereitete „Auxin", welches ich in fast allen Versuchen gebraucht habe, mit dem Wuchsstoff aus Koleoptilspitzen identisch ist, weil die aus Koleoptilen zu extrahierenden Wuchsstoffmengen so gering sind, dass es kaum möglich erscheint, diesen Avena- oder Maiswuchsstoff je in chemisch zugänglicher Quantität zu gewinnen. Man ist für die Identifikation der verschiedenen „Wuchsstoffe" also auf ihre physiologischen Wirkungen angewiesen. Die von Kögl und Haagen Smit aus verschiedenen Ausgangsmaterialen isolierten „Wuchsstoffe" haben, was die Wuchsstoffkrümmung betrifft, tatsächlich eine vollkommen gleiche Wirkung. Weiterhin will ich darauf hinweisen, dass Geschwindigkeit und Intensität des Transportes der Mais- und des Harnwuchsstoffes beide von der gleichen Grössenordnung sind, während die von mir für das Auxin konstatierte Polarität des Transports schon von F. W. Went für den Transport des Avenawuchsstoffes festgestellt wurde. Ausserdem stimmt das Molekulargewicht des Auxins vorzüglich mit dem von F. W. Went (1928 *a*) aus der Diffusion bestimmten Molekulargewicht des Avenawuchsstoffes überein, während die verschiedenen von Kögl und Haagen Smit isolierten Wuchsstoffe alle einen sauren Charakter haben und

sich gegenüber Lösungs- und Fällungsmittel gleichartig verhalten. Im übrigen sei auf die Originalarbeiten hingewiesen.

Das von mir benutzte Auxin war aber niemals der chemisch reine Stoff, sondern ein hoch gereinigtes Produkt, nämlich das aus dem Pb-Niederschlag zurückgewonnene Produkt, das 1.000.000 AE. (= Avena-Einheiten) pro mg. enthält. (Das reine Auxin enthält 30.000.000 AE. pro mg.). Man vergleiche Kögl und Haagen Smit, S. 1414.

Obwohl es also sehr wahrscheinlich ist, dass alle „Wuchsstoffe" identisch sind, so will ich dennoch betonen, dass die von mir studierten Erscheinungen und die daraus gezogenen Schlüsse unverändert gelten, auch wenn das Auxin und der Avena- und Zeawuchsstoff nicht vollkommen identisch sind.

§ 3. Methodik der Wuchsstoffbestimmung.

Weil die Analyse des Wuchsstofftransports auf die Bestimmung von in Agarwürfelchen anwesenden Wuchsstoffmengen gegründet ist, so kann also die Genauigkeit der quantitativen Wuchsstoffanalyse die Genauigkeit der Transportanalyse bestimmen. Ich habe mich deshalb bemüht, die Methode der Wuchsstoffbestimmung noch vollkommener zu gestalten. Man findet diese von F. W. Went (1928 *a*) eingeführte und von mir in technischer Hinsicht etwas abgeänderte Methode in meiner vorigen Arbeit: „Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff" (1931) ausführlich beschrieben. Ich kann mich also jetzt kurz fassen.

Mit einem von Dolk (1930) beschriebenen Apparat wird ein Wuchsstoff enthaltendes Agarplättchen von bestimmter Grösse in 12 gleichgrosse Würfelchen zerlegt. Diese Würfelchen werden einseitig auf Keimlinge von Avena gesetzt, welche vor einiger Zeit dekapitiert worden waren. Es dringt dann nur an dieser einen Seite Wuchsstoff

in die Koleoptile hinein. Demzufolge wächst diese Seite schneller als die andere: es erfolgt eine Krümmung des Keimlings. Unterhalb einer gewissen Grenze ist diese nach 110 Minuten photographisch festgelegte Krümmung der Konzentration des Wuchsstoffes in den aufgesetzten Agarwürfelchen proportional. Dabei wird die Krümmung ausgedrückt in Graden; die auftretende Maximalkrümmung wird Grenzwinkel genannt.

Diese Methode, wie sie von F. W. Went angewandt wurde, habe ich in zweierlei Hinsicht verbessern können:

a. durch die Einführung einer bequemeren, und daher schnelleren Dekapitationsmethode. Die Spitze wird nun mit einer eigens dazu konstruierten Schere, der „Dekapitationsschere", von zwei Seiten bis zum Primärblatt eingeschnitten, und noch im gleichen Bewegungsgang wird die Spitze abgehoben.

b. indem ich den nach der ersten Dekapitation in der Koleoptile noch vorhandenen Wuchsstoff zuerst vonder Koleoptile selber aufbrauchen lasse, und erst dann Wuchsstoff aufsetze. Es ist dann aber notwendig, innerhalb 2½ Stunden nochmals zu dekapitieren, weil sonst die oberen Zellen der dekapitierten Koleoptile anfangen, Wuchsstoff zu bilden. (Die sogenannte „Regeneration der physiologischen Spitze". Vergl. Dolk 1930 und 1926, Tsi-Tung Li 1930).

Bei den in dieser Arbeit beschriebenen Wuchsstoffanalysen wurden die Reaktionspflanzen immer 2 bis 3 Stunden nach der ersten Dekapitation zum zweiten Male dekapitiert, und 30 bis 50 Minuten später mit Wuchsstoff versehen.

Alle meine in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Versuche sind mit Pflanzen ausgeführt worden, welche nach der von F. W. Went eingeführten und beschriebenen Methode in Wasserkultur gezüchtet wurden. Man arbeitet damit viel sauberer als mit in Erde gezüchteten Pflanzen,

was besonders in einem dunklen Zimmer sehr wichtig ist.

Es kommt mir jetzt erwünscht vor, auf einige Versuchsergebnisse von F. W. Went (1928 *a*) hinzuweisen, welche nicht mit meinen Befunden übereinstimmen. Setzt er nämlich *verschieden grosse* Agarwürfelchen auf, welche die *gleiche Wuchsstoffkonzentration* haben, so findet er Krümmungen, welche mit der *Grösse* der verwendeten Würfelchen proportional sind. Ferner ergeben *verschieden grosse* Würfelchen mit *derselben* totalen Wuchsstoff*menge*, also einer *verschieden grossen Konzentration* des Wuchsstoffes, gleich grosse Krümmungen. Meines Erachtens kann man daraus nur schliessen, das praktisch aller ursprünglich in einem Würfelchen anwesende Wuchsstoff in einer verhältnismässig kurzen Zeit in die Koleoptile übergegangen sein muss. Das ist ebensowenig mit den Resultaten der Transportversuche, als mit einigen Versuchsergebnissen von du Buy (1931) im Einklang zu bringen. Wenn du Buy nämlich Agarwürfelchen mit Wuchsstoff, welche schon einige Zeit auf Koleoptilen gestanden haben, auf andere Koleoptilen setzt, so krümmen diese sich auch noch stark, obgleich etwas schwächer als die ersten.

Ich habe nun Versuche ausgeführt, um die Ergebnisse von Went zu kontrollieren. Ich habe nämlich Agarwürfelchen mit *derselben Wuchsstoffkonzentration* aufgesetzt, welche 2 × 2 × 0.9 mm. und 1 × 1 × 0.9 mm. gross waren. Went hat seine Versuche mit Würfelchen gemacht, die eine Maximalgrösse von 0.92 × 1.5 × 2 mm. und eine Minimalgrösse von 0.46 × 1.5 × 1.5 mm. hatten. Die Grössen der von mir gebrauchten Würfelchen gehen also über die Wentschen Extreme noch hinaus.

Meine Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. In den beiden ersten Versuchen wurden Würfelchen beider Grösse mit Wuchsstoffkonzentrationen in einem in der zweiten Spalte angegebenen Verhältnis aufgesetzt, der letzte Versuch wurde nur mit *einer* Konzentration aus-

geführt. Die fett gedruckten Werte sind Grenzwinkel, im letzten Versuch lag dieser oberhalb 20°.

TABELLE I.

Versuchs-nummer	Verhältnis der in demselben Versuch verwendeten W.-konzentrationen.	Wuchsstoffkrümmung in ° bei einer Grösse der Würfelchen:	
		2 × 2 × 0.9 mm.	1 × 1 × 0.9 mm.
1	1 : 2 : 5	7.0 ± 0.6	6.6 ± 0.5
		14.1 ± 0.8	12.8 ± 0.7
		19.6 ± 1.2	17.8 ± 1.2
2	1 : 15	8.4 ± 0.4	8.8 ± 0.6
		16.6 ± 0.8	15.7 ± 0.9
3		12.1 ± 0.9	12.2 ± 0.6

Man sieht, dass alle Krümmungen der kleineren Würfelchen gegen denjenigen der 4mal grösseren mit derselben Wuchsstoffkonzentration nur sehr wenig oder gar nicht zurückstehen. Einen wirklichen Unterschied findet man nur im ersten Versuch. Dabei muss ich aber bemerken, dass die Reaktionspflanzen in diesem Versuch etwas guttierten, sodass wahrscheinlich der Wuchsstoff aus den Würfelchen nicht mehr völlig einseitig in die Reaktionspflanze übertreten konnte, sondern durch das Guttationswasser auch teilweise nach der andern Seite der Schnittfläche diffundierte und auch dort in die Koleoptile eindrang. Es ist verständlich, dass dadurch die Wuchsstoffkrümmungen kleiner werden, und auch der Grenzwinkel herabgesetzt wird, weil auch die dem Agarwürfelchen gegenüberliegende Seite der Koleoptile durch den aufgesetzten Wuchsstoff eine Wachstumsbeschleunigung bekommt.

(Vergl. du Buy und Nuernbergk 1930). Ausserdem verdünnt die gleiche Menge des Guttationswassers die Wuchsstoffkonzentration der kleineren Würfelchen 4mal mehr als diejenige der 4mal grösseren Würfelchen. In allen diesen und meinen andern Versuchen wurden die Würfelchen mit der kurzen, also 0.9 mm. langen Seite wie ein Fähnchen auf die Koleotilen gesetzt.

Hieraus geht also hervor, dass *bei gleichgrosser Kontaktfläche des Würfelchens mit der Koleoptile die Krümmungsgrösse fast ausschliesslich von der Konzentration des Wuchsstoffes und nur sehr wenig von dessen absoluter Menge abhängig ist.*

Schliesslich will ich noch daraufhinweisen, dass eine Wuchsstoffkonzentration, welche sehr viel stärker ist, als für das Erreichen des Grenzwinkels notwendig ist, eine Krümmung verursacht, welche geringer ist als der Grenzwinkel. So ergaben sich in einem Versuch mit Wuchsstoffkonzentrationen im Verhältnis 1 : 3 : 15 Krümmungen von bzw. 7.4°, 14.9° (Grenzwinkel) und 13.2°. Ich erwähne das nur als Tatsache und will auf mögliche Erklärungen nicht eingehen, würde dann ja auch nur in nutzlose Hypothesen fallen.

Nach den oben beschriebenen Befunden ist es also nicht möglich, von einer Wuchsstoff*menge* von so und soviel ° zu sprechen, wohl aber von einer so starken *Konzentration,* was ich in dieser Arbeit auch tun will. Unter einer Wuchsstoffkonzentration von 10° ist also zu verstehen eine solche Konzentration, dass ein dreiprozentiges Agarwürfelchen von 2 × 2 × 0.9 mm., das diese Wuchsstoffkonzentration enthält, einem nach der gebrauchten Methode für die Wuchsstoffanalyse praeparierten Avenakeimling, auf welchen es wie ein Fähnchen aufgesetzt wird, eine Krümmung von 10° mitteilt. Eine Wuchsstoffkonzentration von 1000° ist 100mal so stark, was natürlich nicht

sagen will, dass eine Versuchspflanze, mit einem Agarwürfelchen von dieser Wuchsstoffkonzentration versehen, sich auch 1000° krümmt.

§ 4. Der Transportversuch.

a. *Herstellung der für den Transport benötigten Koleoptilzylinderchen.*

Am Anfang eines Transportversuches wird aus dem zur Verfügung stehenden Koleoptilmaterial die für den Versuch notwendige Anzahl möglichst gleicher Koleoptilen ausgesucht. Diese werden darauf vom Primärblatt befreit. Das geschah meistens folgenderweise. Ein Keimling, der noch im gläsernen Halterchen sitzt, (Vergl. F. W. Went 1928 *a*) wird mittels der Dekapitationsschere dekapitiert. Dann wird das Primärblatt entfernt, indem man es mit einer Pinzette, deren Spitzen mit Korkklötzchen versehen sind, ganz vorsichtig emporhebt, während man die Koleoptile mit der andern Hand festhält. (Vergl. van der Weij 1931). Der Keimling wird nun direkt oberhalb des Korns durchgeschnitten und ist jetzt fertig, um in Zylinderchen zerteilt zu werden.

Es versteht sich ohne weiteres, dass man einen andern Weg einschlagen muss, wenn man den Wuchsstofftransport in Zonen unmittelbar unterhalb der Spitze untersuchen will. Dann wird der Keimling aus dem Halterchen genommen, vom Korn gelöst, und etwa 4 mm. oberhalb der Grenze zwischen Mesokotyl und Koleoptile mit der Dekapitationsschere von zwei Seiten eingeschnitten. Wenn man jetzt die beiden Teile des Keimlings vorsichtig auseinander zieht, löst sich das Primärblatt vom Mesokotyl, und steckt unten aus dem oberen Teil der Koleoptile heraus. Es ist nach einiger Uebung nicht schwierig, es daraus mit der Korkpinzette zu entfernen.

Die in einer dieser Weisen vom Primärblatt befreiten Koleoptilen werden jetzt zu 7 in den in Abbildung 1

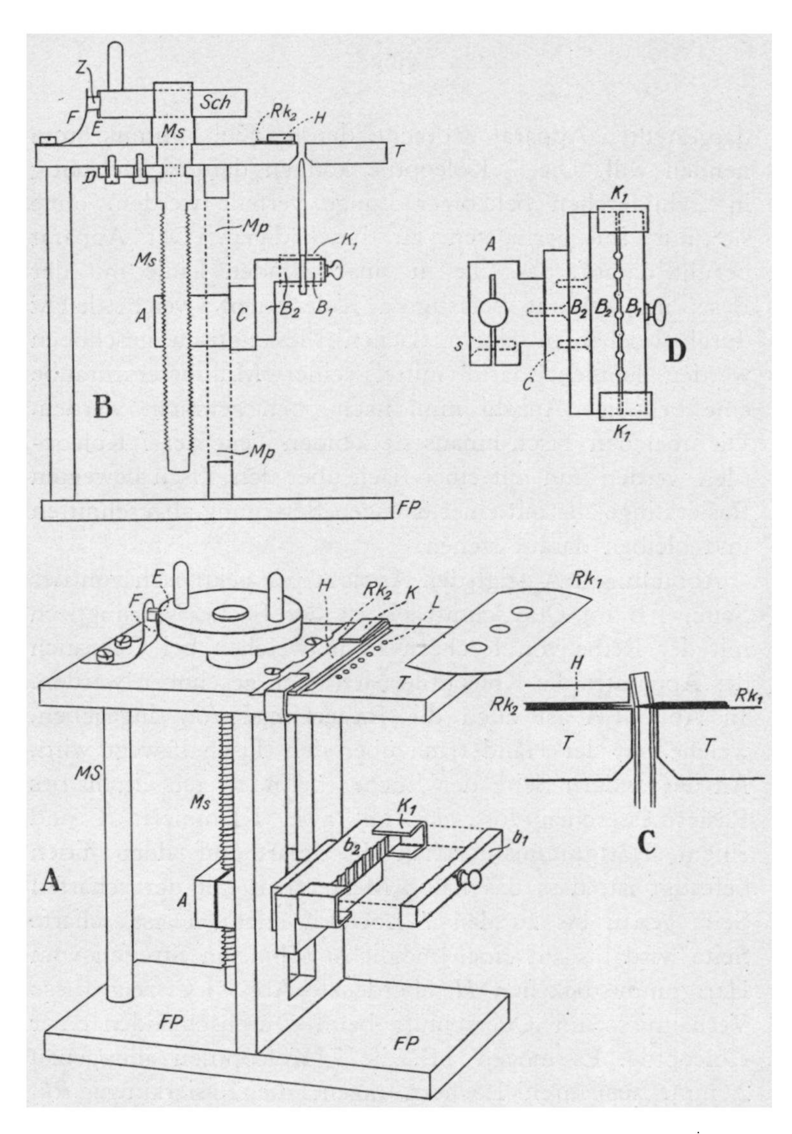


Abb. 1. Koleoptilmikrotom. A. perspektivisch von der Seite. B. längs durchgeschnitten. C. Das Schnittverfahren im Querschnitt. D. Koleoptilhalter in horizontaler Projektion. *Gerüst:* Messingtisch *T*, vertikale Messingplatte *Mp* mit Schlitz, Fussplatte *FP*, Messingstab *MS*. *Beweglicher Koleoptilhalter:* *A* die Mutter für die Millimeterschraube *Ms*, Messingstücke *C*, B_2 und B_1, Klammer *K*, Schraube *s*. *Millimeterschraube* (Ms) (Fixiert mittels Messingstück *D*); Scheibe *Sch*, Einschnitt *E*, Feder *F*, Zahn *Z*. *Schnittmechanismus* mittels Klammer *K* und Hartgummistückchen *H* fixierte, halbe Rasierklinge Rk_2; über die Lochreihe *L* bewegliche Rasierklinge Rk_1.

dargestellten Apparat gebracht, den ich Koleoptilmikrotom nennen will. Die 7 Koleoptile können damit gleichzeitig in Zylinderchen beliebiger Länge verteilt werden, ohne sie nur im geringsten zu beschädigen. Der Apparat beruht darauf, dass die in einer geraden Linie mit der Basis im Apparat befestigten Koleoptilen, welche leicht durch Löcher in einem flachen Messingtisch geschoben werden können, darin mittels einer Millimeterschraube eine beliebige Anzahl mm. nach oben gebracht werden. Die über den Tisch hinaus steckenden Teile der 7 Koleoptilen werden nun mit einer flach über den Tisch bewegten Rasierklinge alle mit einer einzigen Bewegung abgeschnitten und bleiben darauf stehen.

Abbildung 1 A zeigt den Apparat perspektivisch von der Seite, 1 B im Querschnitt. *T* ist der flache Messingtisch mit der Reihe von Löchern *L*, in welchen bei Gebrauch des Apparates die Koleoptile nach oben geschoben werden. In Abb. 1 A ist auch die Rasierklinge Rk_1 angegeben, welche mit der Hand flach über den Tisch bewegt wird. An der andern Seite der Löcher befindet sich ein halbes Rasiermesserchen Rk_2, das mit zwei Klammern *K* und einem Hartgummistückchen *H* derart auf dem Tisch befestigt ist, dass das halbe Messerchen mit der scharfen Seite genau bis zu den 7 Löchern reicht. Diese scharfe Seite wird bis auf einen möglichst schmalen Streifen vom Hartgummistückchen *H* überdeckt. Abb. 1 C zeigt diese Verhältnisse im Querschnitt beim Durchschneiden einer Koleoptile. Es mögen z.B. die 7 Koleoptilen alle genau 2 mm. aus ihren Löchern ragen; die Rasierklinge Rk_1 wird nunmehr zuerst bis dicht in die Nähe der Löchern gebracht, und zwar so, dass ihre scharfe Seite parallel zur Reihe der Löcher liegt. Dann wird sie, während sie dieselbe Richtung behält, flach über den Tisch geschoben in einer die Lochreihe möglichst schief kreuzenden Richtung, also etwa in der Weise, wie man mit einem Rasier-

messer mit der Hand mikroskopische Praeparate herstellt. Es stehen nun auf der Rasierklinge Rk_1 7 Koleoptilzylinderchen mit einer Länge von genau 2 mm. Das halbe Rasiermesserchen Rk_2 hat dafür gesorgt, dass die Koleoptilen ohne verletzt zu werden bis auf die letzte Zelle quer durchgeschnitten wurden, das Hartgummistückchen *H* dafür, dass die Zylinderchen auf der Rasierklinge Rk_1 stehen geblieben sind. Man kann sie nun mit einer sehr leicht beweglichen Pinzette mit umgebogenen Spitzen leicht wegnehmen, ohne sie zu beschädigen.

Die vom Primärblatt befreiten Koleoptilen werden im Apparat zwischen den Messingstücken B_1 und B_2 befestigt. Diese sind beide mit vertikalen, halbzylindrischen Einschnitten versehen, welche zusammen eine Reihe von 7 Löchern bilden, die sich senkrecht unter den Löchern *L* im Messingtisch befinden, aber viel enger als diese sind, damit die Koleoptilen darin festgeklemmt werden können. B_1 wird mittels der Klammern K_1 gegen B_2 festgehalten. B_2 bildet mit den Messingstücken *C* und *A* ein Ganzes, das in den vertikalen, lang rechteckigen Schlitz in der vertikalen Messingplatte *Mp* mittels der durch *A* gehenden Millimeterschraube *Ms* wie ein Schlitten hoch und tief geschraubt werden kann. Abb. 1 D zeigt das Gestell *ACB* im Apparat in horizontaler Projektion. Man sieht, dass die Mutter *A* zum grössten Teil durchgesägt ist, und eine horizontale Schraube *s* enthält, welche so weit eingeschraubt wird, bis die aus Eisen hergestellte Millimeterschraube ohne Spiel in *A* beweglich ist. Die Form der Millimeterschraube ist aus Abb. 1 B genau zu entnehmen. Sie ist an dem Tisch *T* mittels des Messingstücks *D* auch wieder ohne Spiel befestigt. Ihr oberer Teil ist mit einer runden Scheibe *Sch* versehen, welche zwei Knöpfe und einen vertikalen Einschnitt *E* hat. Mittels der Knöpfe wird die Millimeterschraube gedreht; in den Einschnitt *E* greift ein Zahn ein, welcher durch eine

starke Feder *F* gegen die Scheibe gedrückt wird. Die Feder ist am Tisch befestigt. Der Einschnitt *E* kann nur mit einiger Mühe an dem Zahn vorbei gedreht werden. Wenn man nun den Einschnitt *E* 1mal von Zahn zu Zahn dreht, so wird das ganze Gestell *ACB* und werden damit also auch die Koleoptilen genau 1 mm. nach oben bzw. nach unten verschoben.

Der Messingstab *MS* und die Fussplatte *FP* gehören zum notwendigen Gerüst des Apparates.

Um Koleoptilen in den Apparat zu bringen, wird er horizontal gelegt mit dem Messingstab *MS* nach unten, während der Zahn *Z* in den Einschnitt *E* eingreift. B_2 wird entfernt. Der Gestell *ACB* wird so weit herabgedreht, dass eine Koleoptile, welche von unten her so tief in eines der Löcher *L* durchgesteckt wird, dass sie oben eben ein wenig herausragt oder gerade genau bis zum oberen Rand des Loches reicht, mit der Basis auf B_2 ruht. Das Einbringen der Koleoptilen in die Löchern geht ziemlich leicht, weil diese von unten trichterförmig ausgebohrt sind. Sind alle 7 Koleoptilen so angebracht worden, wird B_2 auf B_1 gedrückt, und es befinden sich die Koleoptilen nunmehr unbeweglich dazwischen. Dann wird der Apparat vertikal gestellt, und in der oben angegebenen Weise werden die Köpfe von den Koleoptilen abgeschnitten, oder es werden die Koleoptilen zuerst 1 mm. nach oben gedreht, falls sie zuvor die Löcher nur ausfüllten und nicht oben heraus ragten. Die jetzt abgeschnittenen Köpfe werden entfernt. Darauf dreht man die Millimeterschraube so oft um, als man die Länge der Koleoptilzylinderchen in mm. zu haben wünscht und schneidet diese dann wieder mit der Rasierklinge ab, auf welcher sie, wie oben schon erwähnt, stehen bleiben. Man setzt die Zylinderchen auf ein Agarplättchen und kann die Manipulation wiederholen, bis die Koleoptile ganz aufgebraucht ist.

b. *Der Transportversuch an sich.*

Die Koleoptilzylinder, welche ich im folgenden als „Transportzylinderchen" bezeichnen will, werden jetzt in einen „Transportapparat" gebracht. Ein solcher Apparat ist in Abb. 2 A perspektivisch, in Abb. 2 B im Querschnitt dargestellt. Es ist nichts anderes, als eine Einrichtung, um das obere, Wuchsstoffenthaltende Agarplättchen ohne Mühe auf das, auf dem unteren Plättchen stehende Transportzylinderchen zu bringen. Ausserdem können die Transportzylinderchen in regelmässiger Anordnung auf das untere Plättchen gesetzt werden. Der Apparat besteht aus einem unteren, einem mittleren und einem oberen Teil. Der untere Teil ist zusammengesetzt aus einer Fussplatte F aus etwa 4 mm. dickem Hartgummi; einer 1 mm. dicken, etwas kleineren Hartgummiplatte mit einer Oeffnung O in der Mitte, welche ein Agarplättchen (das Unterplättchen *u*), von der von mir benützten Grösse (6 × 8 mm.) genau enthalten kann und dann noch eine kleine Seitenöffnung *s* offen lässt, die es ermöglicht, das Agarplättchen leicht, ohne es zu beschädigen, mit einem feinen Spatel aus dem Apparat heraus zu nehmen; und drei vertikalen Stäben aus rostfreiem Stahl, welche

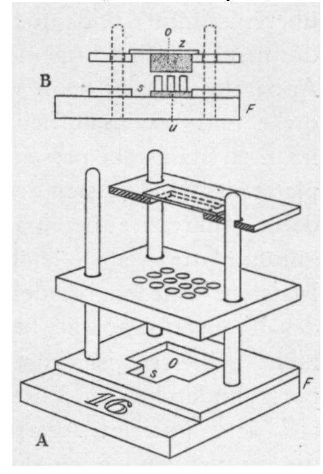


Abb. 2. Transportapparat. A perspektivische Seitenansicht, nur die Teile etwas auseinander geschoben, der obere Teil längs durchgeschnitten. B im Querschnitt. (der mittlere Teil ist jetzt nicht verwendet; es sind aber das dicke obere, wuchsstoffshaltige (*o*), und das dünnere, untere, wuchsstoffreie Agarplättchen (*u*) mit daraufstehenden Transportzylinderchen angegeben). *O* = Oeffnung für das Agarplättchen, *s* = Seitenöffnung, *F* = Fussplatte, *z* = Zelluloidplättchen.

gleichzeitig die zwei Hartgummiplatten verbinden. Der obere Teil besteht aus einer 1 mm. dicken Hartgummiplatte, die genau mit der dünnen Platte des unteren Teiles übereinstimmt; und einem darauf geklebten Plättchen aus dünnem, durchsichtigem Zelluloid *z*. Dieser obere Teil des Apparates enthält beim Versuch das obere, meistens doppelt dicke und Wuchsstoff enthaltende Agarplättchen O. Die genannten Stahlstäbe passen in drei Löchern in der Hartgummiplatte derart, dass sich die Oeffnungen für die Agarplättchen dann senkrecht übereinander befinden, während die Hartgummiplatte selbst leicht über die Stäbe gleiten kann. Meistens wurden bei den Versuchen nur diese beiden Teile des Transportapparats benutzt, weil es nach einiger Uebung nicht schwierig ist, kürzere, d.h. bis 3 mm. lange Transportzylinderchen in 3 Reihen zu je 4 in guter Anordnung auf dem unteren Agarplättchen aufzustellen. Nur wenn die zu verwendenden Transportzylinderchen länger waren, wurde auch der dritte Teil des Apparates benutzt. Er besteht aus einer 3 mm. dicken Hartgummiplatte, die wie der obere Teil über die Stahlstäbe gleitet, und 12 zylindrische Löcher enthält, in welche die Transportzylinderchen gesteckt werden können. Die mittlere Platte wird dazu möglichst nahe an die untere Hartgummiplatte herangeschoben, und fixiert auf dieser Weise die Koleoptilzylinderchen in richtiger Anordnung auf dem unteren Agarplättchen.

Hat der Transport einige Zeit gedauert, dann entferne ich den oberen und den unteren Teil des Apparates voneinander und beseitige die Transportzylinderchen. Ich nehme darauf die zu analysierenden Agarplättchen aus den Transportapparaten heraus und lege dieselben auf Milchglasplatten. Von jedem Agarplättchen wird nun die Nummer des desbezüglichen Transportapparates mit Tinte auf das Milchglas geschrieben, was sehr gut geht. Die Milchglasplatten haben ausserdem den Vorteil, dass darauf befindliche

Agarplättchen im feuchten Kasten nicht eintrocknen, was wohl der Fall ist, wenn sich die Agarplättchen auf schwarzen Glasplatten befinden.

Dann folgt die Analyse der Wuchsstoffkonzentration der Agarplättchen auf der schon eher beschriebenen Weise. Agarplättchen, von denen erwartet wird, dass sie eine Wuchsstoffkonzentration besitzen, welche zu Grenzwinkeln führen würde, werden zuerst auf eine oder mehrere Plättchen ohne Wuchsstoff gelegt, damit die Konzentration auf ½ oder weniger verringert wird. Dazu standen solche Plättchen meistens während der Nacht im Kühlschrank, was dann auch mit den andern, zu dem totalen Versuch gehörigen Plättchen geschah.

Ich will jetzt noch einmal ausdrücklich darauf hinweisen, dass die Analyse von Wuchsstoff, welche sich auf *einem* Transportversuch bezieht, immer mit einer und der selben Pflanzenserie ausgeführt wurde, und dass zwischen den gleichen, für die Wuchsstoffanalyse notwendigen Manipulation der ersten und der letzten Analysepflanze niemals mehr als $^{3}/_{4}$ Stunde verging, während zwischen zwei verschiedenen Manipulationen immer der gleiche Zeitabstand lag. Wenn also im folgenden z.B. von Versuch 123 die Rede ist, sind somit *alle* Bestimmungen, welche sich auf diesen Versuch beziehen, vollkommen vergleichbar. Dazu gehört auch immer *a.* die Bestimmung der Ausgangskonzentration mit Würfelchen welche einen Bruchteil, z.B. $^{1}/_{12}$ dieser Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes enthalten, *b.* die Bestimmung des Grenzwinkels der Pflanzenserie. Stellt es sich heraus, dass die Serie aus zu variablem Pflanzenmaterial besteht, so ist dann der ganze Versuch unbrauchbar. Solche Versuche sind natürlich nicht in dieser Arbeit erwähnt.

Vor dem Anfang des Transportversuches wurden nun die oberen und die unteren Teile der benötigten Apparate, welche alle eine Nummer tragen (oberer und unterer

Teil eines Apparates gehören zusammen) mit Agarplättchen versehen und bis zum Anfang des Versuches in einem feuchten Kasten aufbewahrt. Dabei war das obere, Wuchsstoff enthaltende Plättchen meistens 1.8 mm., bisweilen auch 0.9 mm., das untere immer 0.9 mm. dick. Im Versuchszimmer, bei einer Temperatur von 23° und einer Feuchtigkeit von mindestens 90 % werden dann die Transportzylinderchen auf das untere Plättchen gesetzt, und zwar entweder mit oder ohne Hilfe der Hartgummiplatte mit den 12 Löchern. Darauf kommt nun das obere Plättchen. Das darauf befindliche, durchsichtige Zelluloidplättchen erlaubt es, zu kontrollieren, ob wirklich alle 12 Transportzylinderchen mit dem oberen Plättchen gut kontakt haben. Das kann sowohl am Anfang als auch am Ende des Transportversuches geschehen; Versuchsfehler brauchen damit also nicht gemacht zu werden.

Es ist ferner sehr wichtig, die Grössenordnung der Versuchsfehler zu kennen. Bei einer einfachen Wuchsstoffbestimmung ist das ziemlich einfach, weil man dafür einen Masstab in der Durchschnittsabweichung oder dem mittlern Fehler hat. Letztere Methode ist von F. W. Went (1928 *a*) gebraucht worden. Des besseren Vergleichs wegen bin ich in meiner vorigen Arbeit Went darin nachgefolgt. Die vorige Arbeit (van der Weij 1931), wie auch die Tabelle I gibt den Masstab für die Genauigkeit der Wuchsstoffanalyse. Die Fehlergrenze des Transportversuches gibt sie aber nicht, weil diese hierbei doch eine ganz andere ist. Es ist nämlich vollkommen unmöglich, das Eintrocknen der Agarplättchen ganz zu verhindern. Nun kann man zwar die eingetrockneten Agarplättchen so viel Wasser aufnehmen lassen, dass sie ihre ursprüngliche Grösse wieder ungefähr einnehmen, aber trotzdem ist der Fehler beim Transport, wenn von einem etwas eingetrockneten Oberplättchen ausgegangen wird, nicht zu bestimmen. Diesen Fehler suchte ich so viel wie möglich

durch die Benutzung dicker Oberplättchen zu vermeiden. Ausserdem können auch die Transportzylinderchen mehr oder weniger eingetrocknet sein oder sie sind etwas zu feucht, sodass, ausser dem Transport von Wuchsstoff durch die Koleoptilzylinderchen noch Diffusion im anhängenden Wasser stattfindet. Dazu kommt noch, dass die Variabilität der Transportzylinderchen eine Rolle spielt. Deshalb habe ich in der vorliegenden Arbeit keine Durchschnittsabweichungen oder mittlere Fehler der Wuchsstoffanalyse aufgenommen. Dass ich trotz der vielen Fehlerquellen zu brauchbaren Resultaten gekommen bin, geschah nur nach sehr vieler Uebung und manchen vergeblichen Versuchen.

Im IV. Abschnitt werde ich bezüglich der Methodik des Transportversuches noch einige Besonderheite erwähnen. (S. 429).

§ 5. Transportversuche bei verschiedener Temperatur.

Die gebräuchlichen Thermostaten waren für meine Versuche nicht geeignet. Wenn ich nämlich einen Transportapparat in einen solchen Thermostaten bringe, muss ich erst eine verhältnismässig grosse Tür aufmachen. Die Luft, welche sich in dem Thermostaten befindet, ist, nachdem die Tür wieder geschlossen worden ist, viel kälter als die „konstante" Temperatur, auf welche der Thermostat eingestellt ist, und dieser Unterschied gleicht sich erst allmählich aus. Und wenn diese Tür fast jeden Moment aufs neue geöffnet und geschlossen wird, und das war in meinen Versuchen unvermeidbar, bleibt von einer konstanten Temperatur nur noch sehr wenig übrig. Dazu kommt ferner, dass die Transportversuche in einer äusserst feuchten Umgebung ausgeführt werden müssen.

Die von mir benutzten und zu diesem Zwecke konstruierten Thermostaten entsprechen folgenden Anforderungen:

a. Transportzylinderchen, welche in den Thermostaten

gebracht werden, nehmen in einer möglichst kurzen Zeit die Temperatur der Umgebung des Inneren des Thermostaten an.

b. Die Temperatur der Umgebung ändert sich dabei nicht wesentlich.

c. Die Feuchtigkeit in Inneren des Thermostaten bleibt immer möglichst hoch.

d. Weder die Temperatur, noch die Feuchtigkeit der Umgebung eines sich in dem Thermostaten befindlichen Transportapparates ändert sich, wenn ein anderer Transportapparat in den Thermostaten gebracht oder herausgenommen wird.

Ein solcher Thermostat ist in Abb. 3 wiedergegeben: A total von der Seite, B im Längsschnitt, C die Lade. Er besteht aus einem grossen Wasserreservoir *WR*, das aus Zink hergestellt ist, und das im Inneren nur einen sehr kleinen, im Querschnitt quadratischen, aber doch durch fast die ganze Länge des Reservoirs laufenden Versuchsraum *Vk* aufweist. Für das wirkliche Mass des Apparates weise ich auf die genau in einem bestimmten Verhältnis gezeichneten Abbildungen hin. Die Wände der Versuchskammer bestehen aus Kupferblech, weil Kupfer die Wärme am besten geleitet. Das hintere Ende der Kammer ist mit dem Boden verbunden worden. Das Reservoir besitzt oben ein grosses viereckiges Loch, das durch ein Korkstück geschlossen werden kann.

In dieses Korkstück ist eine Oeffnung gemacht worden, in welche ein Thermometer gesteckt wird, dessen Bulbe sich direkt neben der Wandung des inneren Raumes befindet, und dessen Skala erst oberhalb des Korkdeckels anfängt. Kontrollversuche haben gezeigt, dass die Temperatur dieses Thermometers auch wirklich die Temperatur der Versuchskammer wiedergibt. In die Kammer passt eine Lade hinein, welche in Abb. 3 C gesondert abgebildet ist. Die Vorderseite dieser Lade wird durch eine, die

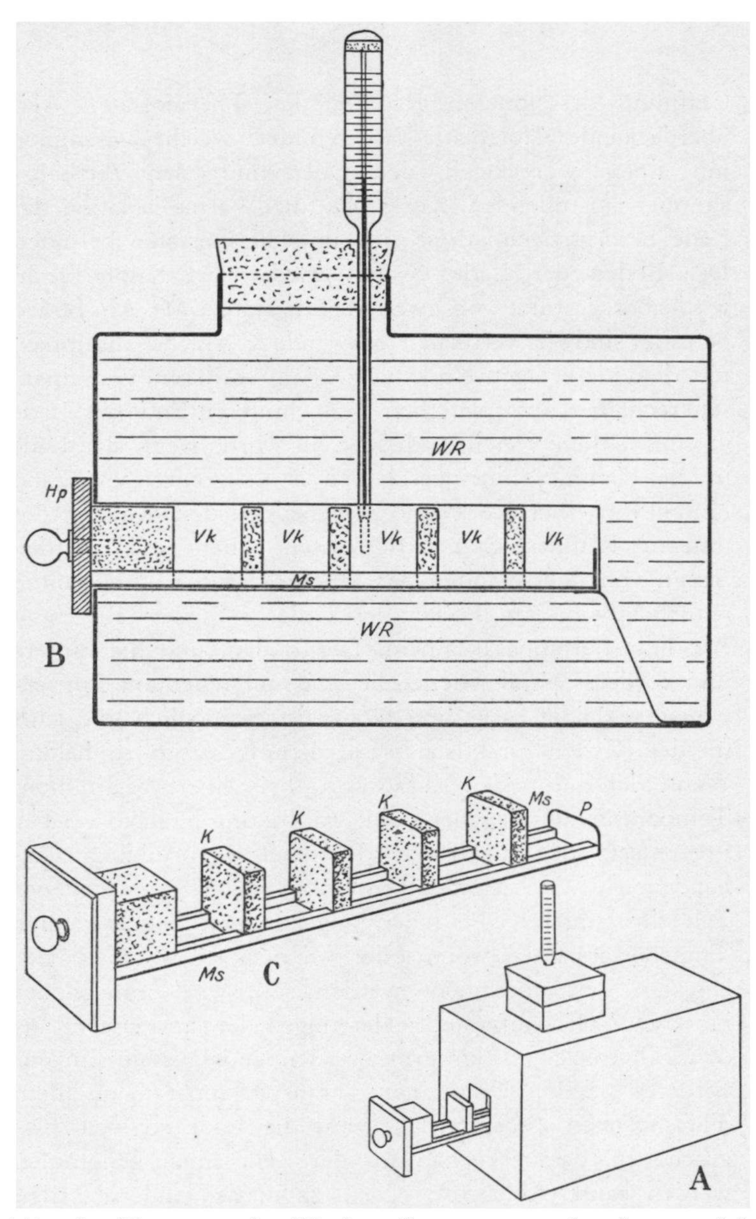


Abb. 3. Thermostat für Wuchsstofftransportversuche. A. perspektivische Seitenansicht mit teilweise ausgezogener Lade. B. längs durchgeschnitten (Vergrösserung 1/3). C. die Lade. *WR.* = Wasserreservoir, *Vk* = Versuchskammer. Lade mit Messingstäben *Ms*, Korkwänden *K*, Holzplatte *Hp* und Knopf, Kupferplatte *P*.

Oeffnung des inneren Raumes des Thermostaten weit überdeckende Holzplatte *Hp* gebildet, welche zusammen mit einem viereckigen, den Querschnitt der Versuchskammer ausfüllenden Korkstück die Wärme-isolation der Lade besorgt, wenn diese sich im Thermostaten befindet. Der Boden der Lade besteht wieder aus Kupferblech, wird aber gestützt von zwei Messingstäben *Ms*. Am Boden befestigt sind vier vertikale Korkwände *K*, welche, zusammen mit dem viereckigen Korkstück *Ks* am vorderen, und einem senkrechten Kupferplättchen *P* am hinteren Ende die Lade in fünf Zellen verteilen. Jede Zelle wird, wenn die Lade in die Kammer hineingeschoben ist, begrenzt: vorn und hinten von einer Korkwand, welche sich den Wänden des inneren Raumes ganz anschliessen; oben und an den Seiten von den Wänden des inneren Raumes; und unten natürlich von dem Boden der Lade. In jede Zelle passt ein Transportapparat hinein. Der Boden, und die hintere und vordere Wand jeder Zelle sind mit feuchtem Filtrierpapier bekleidet. Auf diese Weise ist es möglich, die Luft in den Zellen praktisch wasserdampfgesättigt zu halten. Wenn ich nun den Transport bei einer bestimmten Temperatur untersuchen will, so bestimme ich, welcher Prozentsatz der im oberen Plättchen ursprünglich vorhandenen Wuchsstoffkonzentration nach verschiedener Zeit im unteren Plättchen angekommen ist. Derjenige Transportapparat, womit der Transport während der längsten Zeit untersucht werden soll, wird nun in der hinteren Zelle aufgestellt; derjenige, der am ersten aus den Thermostaten entfernt werden muss, steht in der vorderen Zelle. Um einen Transportapparat aus dem Thermostaten zu entfernen, wird die Lade so weit ausgeschoben, dass er genau aus der Zelle hinausgenommen werden kann (Abb. 3 A). Die sich in den andern Zellen befindlichen Apparate bleiben dabei unter denselben Bedingungen von Temperatur und Feuchtigkeit.

Da sich meine Thermostaten, wie ich sie oben beschrieben habe, in einem Zimmer mit konstanter Temperatur befanden, war es möglich, ihnen eine höhere konstante Temperatur oberhalb der Temperatur des Zimmers zu geben, ohne irgendwelche Thermoregulatoren zu benützen.

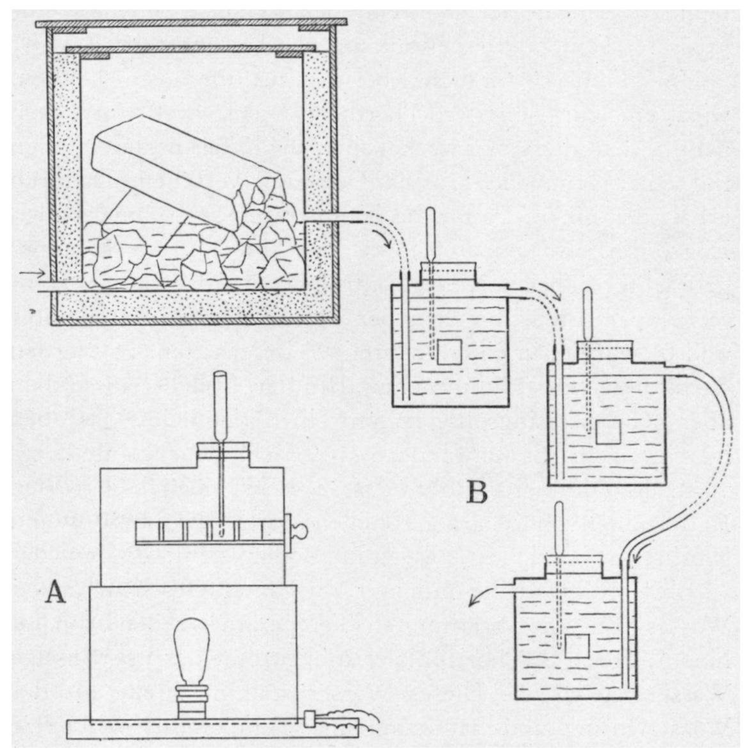


Abb. 4. Gebrauch der Thermostaten. A. für Temperaturen oberhalb der Zimmertemperatur. B. für niedere Temperature bis etwa 2°.

Sie wurden dazu auf einen lichtdicht geschlossenen Metalkasten gestellt, in welchem fortwährend eine elektrische Lampe brannte (Abb. 4 A). Sie nehmen dann innerhalb 12 Stunden eine praktisch konstante Temperatur an, welche

je nach der Stärke der benutzten Lampe verschieden hoch ist. Zweckmässige Wärmeisolation (nicht in der Abb. angegeben) von Thermostaten und „Ofen" ergibt natürlich eine bedeutend höhere Temperatur bei der gleichen Heizung. Für diese Heizung wurden Lampen von 15 bis 75 Watt benutzt. Es hat sich während der Versuche niemals eine grössere Temperaturschwankung als ½° ergeben.

Um Transportversuche bei 0° ausführen zu können, wird ein gut isolierter Thermostat ganz mit Eisstücken gefüllt. Zu diesem Zwecke sind die Thermostaten oben mit einer genügend grossen Oeffnung versehen. Dadurch erhält der innere Raum die Temperatur des schmelzenden Eises, d.h. also genau 0°, was mit einem in die Kammer gebrachten Thermometer kontrolliert wurde.

Temperaturen zwischen der Dunkelzimmer-Temperatur und 0° wurden in einer anderen Weise erhalten. Es wurden dazu dieselben Thermostaten benützt, welche ausserdem aber noch Messingrohre halten: ein horizontales, das oben in einer der Seitenwänder angebracht wurde, und ein vertikales, dünneres Rohr, das in einer möglichst grossen Entfernung von den horizontalen durch die obere Wand geführt ist und fast bis zum Boden geht. Durch das vertikale Rohr strömt nun mit konstanter Geschwindigkeit Wasser von einer bestimmten Temperatur in den Apparat hinein; durch das horizontale Rohr strömt das überflüssige Wasser wieder ab. Dieses Wasser stammt direkt aus der Wasserleitung und hat dann eine Temperatur, welche je nach der Zeit des Jahres zwischen 12° und 18° variiert. Teilweise ist die Anordnung auch so, dass das Wasser zuerst eine grosse, mit Eisstücken gefüllte und gut isolierte Kiste passieren muss; dann hat es eine Temperatur von nahezu 0°, wenn es diese Kiste verlässt (Abb 4 B). Die Verbindung zwischen Kiste und Thermostat besteht aus einem starken Gummischlauch. Je nach der Länge dieses Schlauches erwärmt sich das in diesem Falle immer sehr

langsam strömende Wasser mehr oder weniger, es bekommt also auch der Thermostat eine verschieden hohe Temperatur. Das Wasser, das den ersten Thermostaten verlässt, wird in einen zweiten Thermostaten geführt, welcher dem ersten ganz ähnlich ist. Dieser Thermostat kann wieder mit einem dritten verbunden werden. Auch die Temperatur dieses letzten Thermostaten kann man durch die Länge der Zufuhrschläuche regulieren. Es wurden in den drei Thermostaten z.B. Temperaturen von 3, 8, und 12° erreicht. Diese Temperaturen schwanken während des Versuches nicht mehr als ½°.

Der konstante Wasserstrom wird so erhalten, dass dem von einem konstanten Niveau abfliessenden Wasserstrom mittels eines fein regulierbaren Schraubenventils die erwünschte Strömungsgeschwindigkeit gegeben wird.

ABSCHNITT III.

PHYSIKALISCH-CHEMISCHE BETRACHTUNGEN ALS ANLEITUNG FÜR DIE ANALYSE DES WUCHSSTOFFTRANSPORTS.

Wenn es vielleicht auch sonderbar erscheint, jetzt schon physikalisch-chemische Betrachtungen mit den noch nicht erwähnten Ergebnissen der Versuche über den Wuchsstofftransport in der Koleoptile zu verbinden, so glaube ich dennoch, dass die Resultate dieser Arbeit leichter verständlich sein werden, wenn ich sozusagen den Tatsachen mehr oder weniger vorauseile. Das ist auch schon deshalb gerechtfertigt, weil eben diese Betrachtungen die Ausgangspunkte meiner Untersuchungen gewesen sind.

Für die Diffusion gilt dasFicksche Gesetz, das folgendermassen zu schreiben ist: $dm = D.q.\frac{dc}{dx}.dt.$ dm ist die Stoffmenge, welche eine Grenzfläche von der Grösse q bei einem Konzentrationsgefälle $\frac{dc}{dx}$ während der Zeit dt

passiert. *D* ist die für jeden Stoff in einer bestimmten Lösungflüssigkeit spezifische Diffusionskonstante, welche also die Stoffmenge darstellt, welche durch die Flächeneinheit pro Zeiteinheit bei der Einheit des Konzentrationsgefälles diffundiert.

Stellt man sich zwei unendlich grosse Räume A und B vor, welche durch ein dünnes, 1 mm langes Rohr miteinander verbunden sind. Es sei der Raum A mit einer verdünnten, wässrigen Lösung von Wuchsstoff in der Konzentration 100 gefüllt, während der Raum B und das Rohr diesen Stoff in der Konzentration 0 enthalten. Es fragt sich nun, wieviel Wuchsstoff in verschiedenen Zeiten, nachdem diese Verhältnisse gegeben wurden, in dem Raum B anwesend ist. Dabei ist zu bemerken, dass nach unserer Annahme die Konzentration des gelösten Stoffes in den beiden Räumen sich während des Versuches nicht ändert, weil diese Räume unendlich gross sind. Die Wuchsstoffmenge, welche jedesmal zu einer bestimmten Zeit nach Beginn des Versuches in dem Raum B anwesend ist, ist in der Abb. 5A dargestellt. Abszisse: die Zeit; Ordinate: die Wuchsstoffmenge. Es wird natürlich einige Zeit dauern, bevor der erste Wuchsstoff in B angekommen ist. So ist in der Zeit t_0 noch kein Wuchsstoff in B nachweisbar. Nach der Zeit t_1 aber ist eine Wuchsstoffmenge gleich m_1 in den Raum B angelangt, und ist ein stationärer Zustand erreicht worden, in welchem in der gleichen Zeit gleich viel Wuchsstoff in B übergeht. In diesem Zustand sinkt die Konzentration des Wuchsstoffes zwischen A und B von 100 bis auf 0. In jedem Querschnitt des Verbindungsrohres besteht dann das gleiche Diffusionsgefälle. So finden wir nach einer Zeit t_1, t_2, t_3, usw. in B eine Wuchsstoffmenge gleich m_1, m_2, m_3, usw. Die diesbezüglichen Punkte 1, 2, 3, usw. liegen dabei in einer geraden Linie.

Ich will jetzt zwei Begriffe einführen, welche ich in

dieser Arbeit immer verwenden werde, und welche ihre Brauchbarkeit behalten, welcherart der Mechanismus des Wuchsstofftransports auch sei. Ich möchte nämlich die nach dem Erreichen des stationären Zustands pro Zeiteinheit in den Raum B ankommende Wuchsstoffmenge die **Intensität** der Diffusion, oder allgemeiner die Intensität des Wuchsstofftransports nennen. Ziehen wir in Abb. 5 A die gerade Linie 4—3—2—1 weiter bis sie die Achse in einem Punkt t_p schneidet, so ist t_p ein Masstab für die **Geschwindigkeit** des Wuchsstofftransports, welche nach der Definition der Weg ist, welchen der Wuchsstoff pro Zeiteinheit durchläuft.

Dass die Kurve 4—3—2—1 theoretisch nicht vollkommen geradlinig bis zu der Achse läuft, kann hier unbeachtet bleiben, weil bei meinen Versuchen immer nur gerade Linien aufgefunden wurden, und der ganze untere Teil einer solchen Kurve doch nicht bestimmt werden kann, weil es sich dort um zu geringe Wuchsstoffmengen handelt.

Wie ändern sich nun Diffusionsgeschwindigkeit und Intensität, wenn anstatt von einer Wuchsstoffkonzentration 100 von einer Konzentration 200 ausgegangen wird? Es ist deutlich, dass das in dem stationären Zustand bestehende Diffusionsgefälle dann den doppelten Wert hat. Somit ist auch die Diffusionsintensität doppelt so gross. Die Geschwindigkeit der Diffusion ändert sich aber nicht. Wenn man nun die Diffusionsintensität als Prozentsatz der Wuchsstoffmenge ausdrückt, welche 1 cc. der Ausgangskonzentration enthält, (d.h. der Wuchsstoffkonzentration vor dem Anfang der Diffusion), so bekommt man eine **relative** Diffusionsintensität, welche von der Konzentration der Ausgangslösung **unabhängig** ist, in Gegensatz zu der **absoluten** Diffusionsintensität, welche der Ausgangskonzentration **proportional** ist. Es wird ohne weiteres deutlich sein, dass der Gebrauch des relativen

Masstabes zu empfehlen ist, besonders weil ja doch nicht mit absoluten Werten gearbeitet werden konnte. Auf die in dieser Arbeit verwendeten Masstabe für den Transport komme ich später zurück.

Es hat sich gezeigt, dass, obwohl zwar die absolute

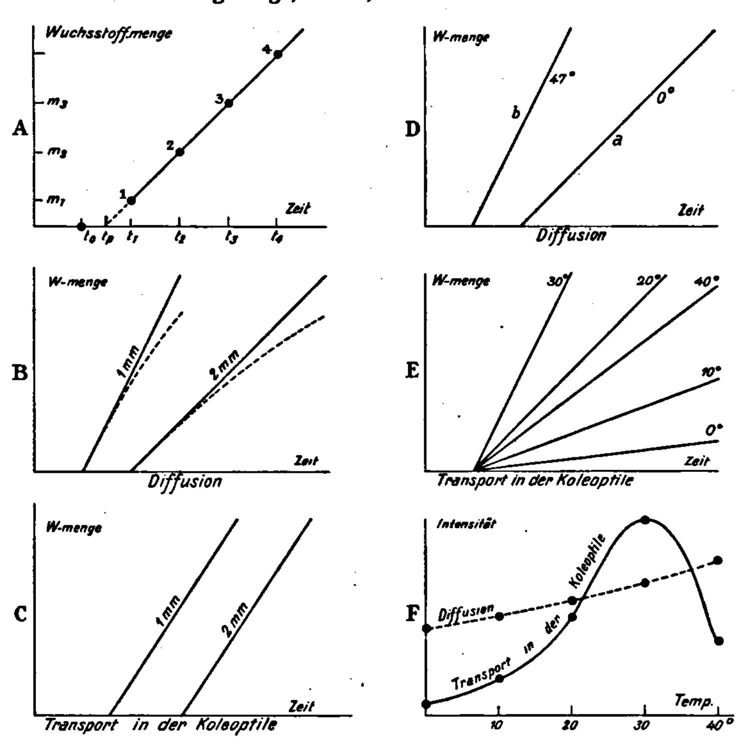


Abb. 5. A. Ableitung von Geschwindigkeit und Intensität der Diffusion. B. Diffusion über 1 und 2 mm. C. Wuchsstofftransport durch Koleoptilzylinderchen von 1 und 2 mm. D. *b*: die Diffusion bei einem 2 mal grösseren Wert der Diffusionskonstante *D* als bei *a*. (Wenn *a* gilt für 0°, gilt *b* für 47°) E. Wuchsstofftransport durch Koleoptilzylinderchen bei verschiedenen Temperaturen. F. Temperaturabhängigkeit: - - - - - - - - der Intensität und Geschwindigkeit der Diffusion im Agar, ———————— der Intensität des Wuchsstofftransports in der Koleoptile.

Transportintensität des Wuchsstoffes in Koleoptilzylinderchen bei ansteigender Ausgangskonzentration zunimmt, die **relative** *Transportintensität abnimmt.* Die desbezüglichen Versuche werden im VI. Abschnitt behandelt.

Es ist deutlich, dass das im stationären Zustand bestehende Diffusionsgefälle $\frac{dc}{dx}$ in einem 2mal längeren Verbindungsrohr zwischen A und B halb so gross ist. Damit ist (nach dem Fickschen Diffusionsgesetz) auch die pro Zeiteinheit in B übergehende Wuchsstoffmenge, welche mit dem Diffusionsgefälle proportional ist, halb so gross. Weiterhin ist t_p im letzten Falle doppelt so gross, ist also die **Geschwindigkeit** der Diffusion ebenso gross wie im ersten Fall. Stellen wir nun den Verlauf der Diffusion in derselben Weise wie in Abb. 5 A graphisch dar (Abb. 5 B), so gilt die steilere ausgezogene Kurve für die Diffusion über 1 mm., die flächere ausgezogene für die Diffusion über 2 mm.

Nun ist es allerdings unmöglich, Diffusionsversuche in der Weise auszuführen, dass die Wuchsstoffkonzentrationen in A und B während der Versuchsdauer einen konstanten Wert behalten. Man kann aber den theoretischen Verhältnissen ziemlich nahe kommen, wenn man die Räume A und B gross im Verhältniss zum Verbindungsrohre nimmt. Anstatt der geraden Linie 1—2—3—4 der Abb. 5 A und der ausgezogenen Geraden der Abb. 5 B bekommt man dann exponentielle Kurven, wie sie in der Abb. 5 B gestrichelt angegeben sind, weil das Diffusionsgefälle während des Versuches natürlich abnimmt. Wenn man die Versuchsdauer verhältnismässig kurz wählt, weichen diese Kurven nur wenig von den Geraden ab.

Ich habe einen Diffusionsversuch ausgeführt, um die Verhältnisse, wie sie in Abb. 5 B dargestellt sind, zu beweisen. Die Versuchsbedingungen stimmen dabei soviel wie möglich mit den Bedingungen eines normalen Transport-

versuches (vergl. Abschn. II, S. 401 ff.) überein. Es wurden dazu in 1 mm und in 2.13 mm dicken Hartgummiplatten 3 Reihen von 4 Löchern von 0.6 mm Durchmesser eingebohrt. Die Löcher hatten untereinander einen Abstand von 2 mm (von Lochzentrum zu Lochzentrum). Wurde nun auf die Hartgummiplatten die in üblicher Weise in 12 2×2 mm grosse Quadrate (Abschn. II S. 391) zu teilender Agarplättchen (von 6 × 8 mm) gelegt, so befand sich unter der Mitte jedes der zukünftigen Einzelquadrate solch ein Loch. Abbildung 6 gibt die Versuchsaufstellung eines Diffusionsversuches im Längsschnitt wieder. Die 12 (im Längsschnitt 4) mit einer 1.5 % Agarlösung gefüllten Löcher in der Hartgummiplatte *H* sind oben mit einem 1.8 mm. dicken, Wuchsstoff enthaltenden Agarplättchen *o*, unten mit einen 0.9 mm dicken Agarplättchen ohne Wuchsstoff *u* bedeckt. Nach verschiedenen Zeiten wurde die Wuchsstoffkonzentration des unteren Agarplättchens bestimmt und als Prozentsatz der ursprünglichen Wuchsstoffkonzentration des oberen Plättchens umgerechnet. *Dieser Prozentsatz ist nun der immer verwendete, relative Masstab für den Transport* (Vergl. auch Abschn. IV § 1). Die verschiedenen Transportzeiten bei den 2,13 mm langen Löchern wurden dabei 2,13 mal länger als bei den 1 mm. langen Löchern gewählt, weil sich erwarten liess, dass die Wuchsstoffmenge, welche durch Diffusion über eine Strecke von 1 mm nach einer Zeit *t* ins untere Plättchen angelangt ist, der Wuchsstoffmenge, welche über 2,13 mm nach einer Zeit 2,13*t* ins untere Plättchen angekommen ist, gleich ist. Die gefundenen Werte sind in der Abbildung 7

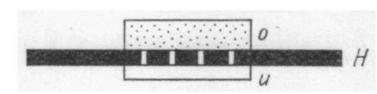


Abb. 6. Versuchsaufstellung eines Diffusionsversuches. (Vergl. Text.) *o* = oberes, Wuchsstoff enthaltendes Agarplättchen. *H* = Hartgummiplatte mit eingebohrten, mit Agar gefüllten Löchern. *u* = unteres, wuchstoffreies Agarplättchen.

dargestellt. Die flächere Kurve ist gleichsam das um das 2,13fache in die Breite gestreckte Bild der steileren. Solche Verhältnisse sind immer zu erwarten, wenn man mit reiner Diffusion zu tun hat. Solche, im IV. Abschnitt beschriebenen

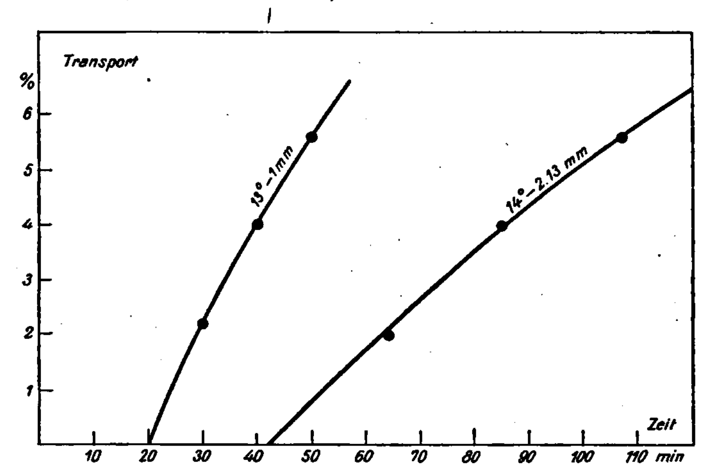


Abb. 7. Der Verlauf der Diffusion durch 1 mm und 2.13 mm lange Agarzylinderchen. Ordinate: Transport (d.h. Wuchsstoffkonzentration des unteren Agarplättchens als Prozentsatz der Ausgangskonzentration des oberen Plättchens) nach verschiedener Zeit (Ordinate).

Versuche mit verschieden langen Koleoptilzylindern haben gezeigt, dass die Verhältnisse dort wesentlich anders sind. Ich komme darauf gleich zurück.

Wie ich schon im I. Abschnitt bemerkt habe, ist seit de Vries (1885), obgleich nicht allgemein, die Protoplasmaströmung wohl als der wichtigste Faktor für den Stofftransport angesehen worden. Man kann sich die Frage stellen, welche Verhältnisse bezüglich des Transports durch 1 und 2 mm lange Koleoptilzylinderchen zu erwarten sind, wenn der Wuchsstoff innerhalb der Zellen von der Protoplasmaströmung transportiert wird und von

Zelle zu Zelle nur durch Diffusion übergehen kann, also in der Weise, wie F. W. Went (1928*a*) sich den Wuchsstofftransport gedacht hat. Dabei ist der Wuchsstoff als ein leicht permeierender Stoff zu betrachten, weil er nach Kögl und Haagen Smit (1931) wasser- und lipoidlöslich ist. Man stelle sich den Transport durch eine insgesamt 1 mm lange Zellreihe, welche z.B. 100 Zellen von je 0.01 mm enthalten mag, vor. Es sei die Protoplasmaströmung so schnell, dass die Wuchsstoffkonzentration in einer Zelle überall gleich gross ist. Im übrigen gelten die am Anfang dieses Abschnitts für die Diffusion angenommenen Bedingungen. Genau so, wie bei der Diffusion wird auch hier nach einiger Zeit ein stationärer Zustand erreicht, in welchen pro Zeiteinheit gleich viel Wuchsstoff in B ankommt. Auch hier fällt die Wuchsstoffkonzentration in linearer Abhängigkeit von 100 bis auf 0 herab, nur mit dem Unterschied, dass hier die Konzentration diskontinuierlich von Zelle zu Zelle sinkt. Auch hier wird die Transportintensität von dem Diffusionsgefälle, jetzt aber zwischen zwei Zellen, bestimmt, und ist das Diffusionsgefälle bei einer 2mal längeren Zellreihe halb so gross. Deshalb gelten auch hier die in Abb. 5 B dargestellten Verhältnisse bezüglich des Transports über 1 und 2 mm, ist also im letzten Falle die Transportintensität auch halb so gross, als im ersten Fall.

Man kann sich als anderes Extrem vorstellen, dass die Protoplasmaströmung so langsam ist, dass innerhalb einer Zelle noch ein beträchtliches Diffusionsgefälle besteht. Der Wuchsstoff wird dann auch in der Zelle wenigstens teilweise durch Diffusion transportiert. Auch in diesem Falle gelten die Kurven der Abb. 5 B.

Es wird sich in dieser Arbeit herausstellen, dass keine dieser Annahmen für den Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile gelten kann, weil es sich dabei um eine rein polare Erscheinung handelt. Dennoch kam es mir

notwendig vor, diese beiden Möglichkeiten des Transports klar zu legen, erstens, weil man dazu geneigt ist, von diesem Gedankengang auszugehen, zweitens, weil er als Ausgangspunkt meiner Untersuchungen gedient hat, und schliesslich, weil es absolut unmöglich ist, sich ein Bild vom Mechanismus des Wuchsstofftransports zu machen, wenn man nicht zuerst diese beiden Möglichkeiten überlegt hat. Es wird sich herausstellen, dass wir beim Wuchsstofftransport in der Koleoptile mit einem gleichmässigen Strom zu tun haben, dessen Geschwindigkeit und Intensität von der Länge der Transportzylinderchen vollkommen unabhängig sind. Die dafür geltenden Verhältnisse sind in der Abb. 5 C ausgedruckt. Sie braucht wohl keine nähere Erklärung.

Man ist dazu geneigt, dennoch eine Beziehung zwischen diesen experimentell festgestellten Verhältnissen und der Protoplasmaströmung zu erwarten. Es ist aber sehr schwierig, diese Befunde mit der Theorie der Protoplasmaströmung im Einklang zu bringen. Ich will darauf nicht eingehen, erstens, weil man dann einen sehr schwierigen Gedankengang folgen muss, dem verschiedene hypothetische Annahmen vorausgesetzt werden müssen und zweitens, weil Transportversuche bei verschiedener Temperatur einwandfrei bewiesen haben, dass der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile mit der Protoplasmaströmung nichts zu tun hat. Deshalb will ich jetzt die Temperaturabhängigkeit der Diffusion besprechen.

Die Diffusionskonstante *D* in dem Fickschen Gesetz ist von der Temperatur abhängig, und zwar derart, dass sie der absoluten Temperatur proportional und der Viskosität der Lösungsflüssigkeit umgekehrt proportional ist. Es sei nun *D* in einem Falle gleich *n*, und es werde die Diffusion von einem Raum A nach einem Raum B durch die Kurve *a* der Abb. 5 D dargestellt. Wie sind dann die

Verhältnisse, wenn D einen Wert gleich 2*n* hat? Es ist leicht einzusehen, dass in diesem Falle die Kurve *b* gelten muss, welche wieder das in der Breite auf die Hälfte zusammengedrückte Bild der Kurve *a* ist.

Ich habe durch Diffusionsbestimmungen bei verschiedener Temperatur diese, für die Diffusion geltenden Verhältnisse auch beweisen können. Die Versuche wurden in der selben Weise wie die vorigen mit 12 zylindrischen,

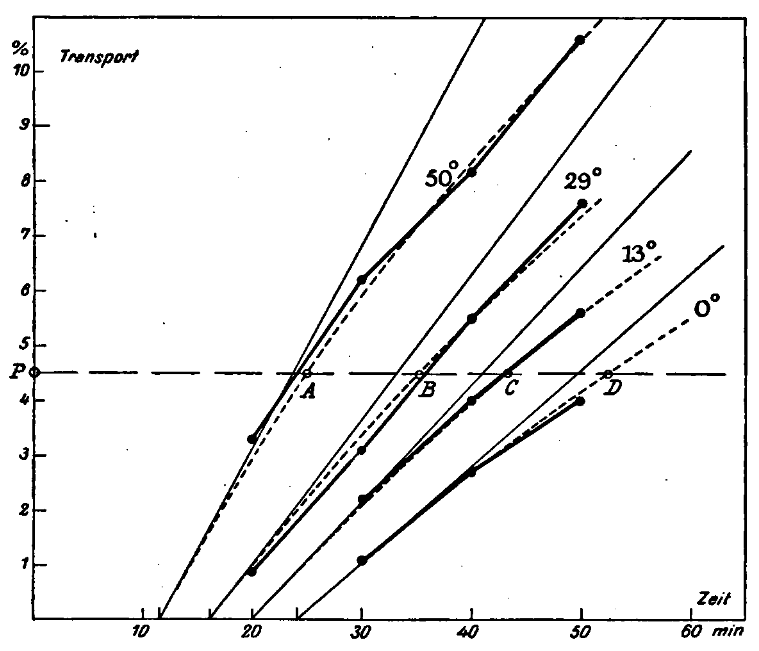


Abb. 8. Der Verlauf der Diffusion durch 1 mm lange Agarzylinderchen bei verschiedenen Temperaturen. Abszisse: Transport. Ordinate: Zeit.

im Durchmesser 0.6 mm grossen, 1 mm langen, in Hartgummiplatten ausgebohrten und mit 1.5 % Agar gefüllten Löchern ausgeführt, welche oben von einem 1.8 mm dicken, Wuchsstoff enthaltenden Agarplättchen, unten mit

einem 0.9 mm dicken Plättchen ohne Wuchsstoff bedeckt worden waren. Die gefundenen Werte sind in der Abb. 8 graphisch in der gebräuchliche Weise dargestellt. Die gestrichelten Kurven, welche durch die experimentellen Werte gezogen worden sind, stellen den wahrscheinlichen Verlauf der Diffusion bei verschiedenen Temperaturen dar. Zieht man eine horizontale Linie von einem beliebigen Punkte P der Ordinate aus, welche die gestrichelten, bzw. für 50, 29, 13 und 0° geltenden Kurven bzw. in *A, B, C* und *D* schneidet, so verhalten sich *PA* : *PB* : *PC* : *PD* gleich 23 : 32 : 40 : 48 während die Diffusionsintensitäten bei diesen Temperaturen sich wie die Diffusionsgeschwindigkeiten gleich $\frac{1}{23} : \frac{1}{32} : \frac{1}{40} : \frac{1}{48}$ verhalten. Die Diffusionsintensitäten sind aus den dünnen ausgezogenen Geraden der Abbildung abgeleitet worden. Diese Geraden sind nämlich die Tangenten zu den gestrichelten Kurven an der Stelle, wo diese die Abszisse schneiden. Für die Diffusionsintensität bei 0°, 13°, 29° und 50° werden in dieser Weise Werte bzw. von 1.75, 2.10, 2.65 und 3.70 ‰ pro Minute gefunden. Die Intensitätswerte für die verschiedenen Temperaturen sind in der Abbildung 9 graphisch dargestellt worden. Abszisse: Temperatur; Ordinate: Diffusionsintensität. Aus der durch die Punkte gezogenen Kurve lässt sich nun ohne weiteres ein Q_{10} ablesen:

0—10°	gleich	1.16
10—20°	„	1.16
20—30°	„	1.16
30—40°	„	1.17
40—50°	„	1.20

Mit den beiden, von mir ausgeführten Diffusionsversuchen:

a. Bestimmungen bei verschieden langem Diffusionsweg (Abb. 7).

b. Die Bestimmung der Temperaturabhängigkeit der Diffusion (Abb. 8)

wird auch bewiesen, dass der Wuchsstoff sich wirklich frei im Agar bewegt, und davon höchstens nur sehr wenig absorbiert wird, weil sonst die Diffusionsgesetze nicht so schön zutreffen würden. Man könnte mir sonst bei meiner Analyse des Wuchsstofftransports in der Koleoptile den Vorwurf machen, dass ich nicht nur die Eigenschaften des

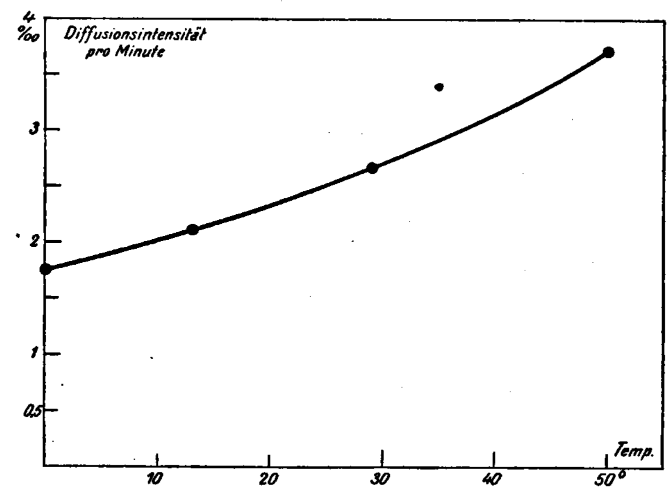


Abb. 9. Die aus der Abbildung 8 abgeleitete Temperaturabhängigkeit der Diffusionsintensität durch 1mm lange Agarzylinderchen. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Diffusionsintensität.

Wuchsstofftransports, sondern eine Kombination des Wuchsstofftransports und irgendwelcher Beziehungen des Wuchsstoffes zum Agar studiert hätte.

Nehmen wir jetzt einen Augenblick an, dass der Transport des Wuchsstoffes mit der Protoplasmaströmung zusammenhängt. Dabei kann man sich die Widerstände, welche die horizontalen Zellwände für den Transport bilden so gross oder so klein vorstellen, wie man will, oder man kann sogar

annehmen, dass diese Zellwände den Wuchsstoff nur in basaler Richtung passieren lassen, oder ihn aktiv in dieser Richtung transportieren, immer hängt die *Geschwindigkeit* des Wuchsstofftransports von der *Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung* ab und ist deshalb sehr stark von der Temperatur abhängig, während die Intensität des Transports höchstens soviel wie die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung (falls keine Diffusionswiderstände bestehen) und wenigstens soviel wie die Diffusion (falls die Diffusion beschränkender Faktor für die Transportintensität ist) von der Temperatur beeinflusst wird. Es hat sich dagegen gezeigt, dass *bei den Koleoptilen die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports von der Temperatur* höchstens nur sehr wenig, *wahrscheinlich gar nicht abhängig ist,* während die Intensität des Transports sehr stark von der Temperatur beeinflusst wird, und zwar derart, dass die Temperaturkurve der Transportintensität fast völlig mit den Temperaturkurven der verschiedenen Lebensprozesse übereinstimmt, also eine normale Optimumkurve ist.

Die Kurven, welche den Verlauf des Wuchsstofftransports in Koleoptilzylinderchen bei verschiedenen Temperaturen darstellen, sind in der Abbildung 5 E abgebildet worden. In Abbildung 5 F ist die Temperaturabhängigkeit der Diffusion (also sowohl von dessen Intensität als von dessen Geschwindigkeit) gestrichelt, neben der Temperaturabhängigkeit der Wuchsstofftransportintensität in der Koleoptile ausgezogen dargestellt.

Nach diesen Erwägungen, welche die Resultate meiner Untersuchungen gleichsam schon vorwegnehmen, werde ich zur Besprechung der Versuche übergehen. Dabei werde ich öfters auf diese Betrachtungen zurückkommen, besonders auch im VIII. Abschnitt.

ABSCHNITT IV.

DER NORMALE TRANSPORT.

§ 1. Einleitung.

Alle meine Transportversuche wurden ausgeführt mit Koleoptilzylinderchen von 1 bis 5 mm Länge. Es fragt sich nun aber, ob man mit so kleinen Pflanzenstückchen Eigenschaften der normalen lebenden Pflanze studieren darf. Ich könnte darauf hinweisen, dass sich die Avenakoleoptile bekanntlich allen für die Wuchsstoffanalyse notwendigen Manipulationen unterziehen lässt, ohne dass jemals eine Beschädigung zum Ausdruck kommt. In meiner vorigen Arbeit (van der Weij 1931) habe ich u.a. untersucht, inwiefern abgeschnittene, mit der Basis in Wasser gesteckte Koleoptilen gegen normale Pflanzen bezüglich des Wuchsstoffkrümmungsvermögens zurückstehen. Obschon solchen Koleoptilen keine für das Wachstum notwendigen Stoffe mehr aus der Basis her zugeführt werden können, sind Krümmungsvermögen und Grenzwinkel der abgeschnittenen Koleoptilen gegenüber normalen Pflanzen nur verhältnismässig wenig vermindert. (vergl. Tabelle II und III der erwähnten Arbeit). Es wird sich im folgenden zeigen, dass 1 mm lange Koleoptilzylinderchen sich genau so wie längere Zylinderchen verhalten. Aus den Transportversuchen ist nämlich eine Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports bei 23° von etwa 10 mm pro Stunde (als Mittelwert) *unabhängig von der Länge der Transportzylinderchen* zu entnehmen. Nehmen wir jetzt an, dass der einseitige Wuchsstoffstrom bei der Wuchsstoffkrümmung mit dieser Geschwindigkeit vor sich geht, so ist daraus zu schliessen, dass die Wuchsstoffkrümmung innerhalb 110 Minuten höchstens über etwa 18 mm. verbreitet sein kann. Das stimmt auch wirklich. Kinematographisch registrierte und genau analysierte Wuchsstoffkrümmungen findet man in den Arbeiten von Dolk (1930) und du Buy und Nuern-

bergk (1930). Auch dort schreitet die Wuchsstoffkrümmung mit einer Geschwindigkeit von nicht mehr als etwa 10 mm pro Stunde weiter. Alles weist also darauf hin, dass die Transportzylinderchen sich bezüglich des Wuchsstofftransports wirklich vollkommen wie die intakte Koleoptile verhalten.

Schon im III. Abschnitt (S. 413) habe ich *Transportgeschwindigkeit* und *Transportintensität* unterschieden. Die *Transportgeschwindigkeit* wird ausgedrückt als der Weg (in mm) welchen der Wuchsstoff in der Koleoptile in einer bestimmten Zeit durchläuft. Die *Intensität des Transports* bezieht sich auf die Wuchsstoffmenge, welche pro Zeiteinheit jeden Querschnitt der Koleoptile passiert. Nun waren in allen meinen Transportversuchen die unteren, am Anfang des Versuches wuchsstoffreien Agarplättchen gleich dick (0.9 mm), und gleich gross (6 × 8 mm), ferner war die Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes jedes Versuches bestimmt worden. *Ich habe nun immer den Transport derart wiedergegeben, dass ich die Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens als Prozentsatz der Ausgangskonzentration (des oberen Plättchens) ausgedrückt habe. Die (relative) Transportintensität ist also (= Definition) der Anstieg dieses Prozentsatzes pro Minute.*

Es ist nach den Erwägungen des III. Abschnitts wohl deutlich, dass weder die Geschwindigkeit, noch die Intensität des Wuchsstofftransports aus einer einzigen Transportbestimmung zu entnehmen sind, sondern dass mehrere Bestimmungen in verschiedenen Zeiten nach Transportbeginn notwendig sind, um den Transportverlauf kennen zu lernen und dass erst aus diesem Verlauf des Transports in der Zeit dessen Geschwindigkeit und Intensität abzuleiten sind.

§ 2. Versuche mit gleich langen Transportzylinderchen, welche in verschiedener Entfernung von der Spitze aus der Koleoptile geschnitten worden sind.

Es ist meine erste Aufgabe gewesen, zu untersuchen, inwiefern Koleoptilzylinderchen, welche in verschiedener Entfernung von der Spitze aus der Koleoptile geschnitten worden sind, sich bezüglich des Wuchsstofftransports verschieden verhielten. Es wurden dazu die Versuche 56 bis 59 ausgeführt. Die Resultate dieser Versuche sind zum besseren vergleich alle auf Seite 426 und 427 abgedruckt. Man lese die mehr tabellarisch dargestellten Versuchsprotokolle so wie einige gewöhnliche Sätze durch. Sie brauchen keine nähere Erklärung. Nur will ich darauf hinweisen, dass diese Versuche mit Zea-Wuchsstoff ausgeführt wurden. Dass in Versuch 56 und 57 die zu vergleichenden Transportzylinderchen jedesmal von zwei ver-

Versuch 56. Transport von Wuchsstoff von Zea Mays. Ausgangskonzentration 27.6°. 12 Zylinderchen, 2 mm lang, geschnitten in einer Entfernung von der Spitze gleich [1]):

	2	4	[1]) 10 u 12	12 u 14 [2])	mm.
Nach einer Transportzeit von	135	135	135	135	Min.
enthielt das obere Pl. .	46	44	47	48	%,
das untere Plättchen...	57	54	51	52	%

der ursprünglich im oberen Plättchen vorhandenen Wuchsstoffmenge.

[1]) Die vertikale Linie scheidet zwei Unterteile des Versuches, welche mit Zylinderchen aus denselben Koleoptilen ausgeführt wurden; die Koleoptilen welche für beide Unterteile des Versuches benutzt wurden waren einander stets möglichst gleich.

[2]) „10 u 12" heisst: die obere Schnittfläche von 6 der 12 Transportzylinderchen war 10 mm, diejenige der 6 anderen Zylinderchen 12 mm von der Koleoptilspitze entfernt.

Versuch 57. Transport von Wuchsstoff von Zea Mays. Ausgangskonzentration 53.2°. 12 Zylinderchen 2 mm lang, geschnitten in einer Entfernung von der Spitze gleich [1]):

	3	5	7	[1]) 10 u 12	14 u 16 [2])	mm.
Nach einer Transportzeit von	45	45	45	45	45	Min.
enthielt das obere Pl.	69	69	62	63	67	%,
das untere Plättchen.	27	26	28	26	27	%

der ursprünglich im oberen Plättchen vorhanden Wuchsstoffmenge.

Versuch 58. Transport von Wuchsstoff von Zea Mays. Ausgangskonzentration 39.2° 12. Zylinderchen, 2 mm lang, geschnitten in einer Entfernung von der Spitze gleich [3]):

	6 u 8	10 u 12	14 u 16	18 u 20	22 u 24 [2])	mm.
Nach einer Transportzeit von	32	32	23	34	32	Min.
enthielt das obere Pl. ..	74	83	87	76	83	%,
das untere Plättchen ..	16	18	12	19	18	%

der ursprünglich im oberen Plättchen vorhandenen Wuchsstoffmenge.

Versuch 59. Transport von Wuchsstoff von Zea Mays. Ausgangskonzentration 72°. 12 Zylinderchen, 2 mm lang, geschnitten in einer Entfernung von der Spitze gleich [3]):

	6 u 8	10 u 12	14 u 16	18 u 20	22 u 24 [2])	mm.
Nach einer Transportzeit von	20	20	20	20	20	Min.
enthielt das obere Pl. .	87	87	87	83	83	%,
das untere Plättchen ..	6.0	5.6	6.1	6.0	5.3	%

der ursprünglich im oberen Plättchen vorhandenen Wuchsstoffmenge.

---

[1]) Die vertikale Linie scheidet zwei Unterteile des Versuches, welche mit Zylinderchen aus denselben Koleoptilen ausgeführt wurden; die Koleoptilen welche für beide Unterteile des Versuches benutzt wurden waren einander stets möglichst gleich.

[2]) „10 u 12" heisst: die obere Schnittfläche von 6 der 12 Transportzylinderchen war 10 mm, diejenige der 6 anderen Zylinderchen 12 mm von der Koleoptilspitze entfernt.

[3]) Alle in diesem Versuch verwendeten Zylinderchen wurden aus denselben 6 Koleoptilen geschnitten.

schiedenen Gruppen von 6 Pflanzen (jedoch von derselben Serie) stammen, hat seinen Grund darin, dass es praktisch nicht möglich ist, aus dem oberen und dem unteren Teil derselben Koleoptile Zylinderchen herzustellen. (Vergl. Abschnitt II, § 3). Die Transportzylinderchen links von der vertikalen Linie wurden aus 12 Koleoptilen, alle andern Zylinderchen eines Versuches, auch die von den Versuchen 58 und 59, aus 6 Koleoptilen geschnitten. Nur wenn ein Transportzylinderchen verunglückte, wurde es von einem, aus der 7. im Koleoptilmikrotom anwesenden Koleoptile geschnittenen Zylinderchen ersetzt. Deshalb war die Konstruktion des Koleoptilmikrotoms auch derart, dass es gleichzeitig 7 Koleoptilen enthalten konnte (Vergl. Abschn. III, § 3*a*). Wenn eine Transportbestimmung mit in zwei verschiedenen Abständen von der Koleoptilspitze geschnittenen Zylinderchen stattfand, so wurden 6 Zylinderchen von jedem der beiden Abstände von der Spitze benutzt (z.B. Versuch 56: 10 u 12, 12 u 14 mm). Man sieht, dass *Zylinderchen, welche in verschiedener Entfernung von der Spitze aus der Koleoptile geschnitten wurden, in diesen Versuchen in der gleichen Zeit gleich viel Wuchsstoff transportierten.* Das heisst also, dass in dieser Zeit gleich viel Wuchsstoff aus dem oberen Plättchen verschwunden, und dass im unteren Plättchen gleich viel Wuchsstoff angekommen ist. Ein Teil des Wuchsstoffes befindet sich natürlich noch in den Zylinderchen, überdies ist es nach der Arbeit von Heyn (1931) und Heyn und van Overbeek (1931), welche den Einfluss des Wuchsstoffes auf die Zellmembran untersucht haben, auch zu erwarten, dass der Wuchsstoff teilweise in der Koleoptile aufgebraucht worden ist. Went (1928*a*) schreibt den Prozentsatz der ursprünglichen Wuchsstoffmenge, welche weder im oberen, noch im unteren Plättchen anwesend ist, ganz dem *Verbrauch* des Wuchsstoffes zu. Das ist natürlich nicht vollkommen richtig. (Vergl. S. 438 ff.).

Die eben beschriebenen Versuche sind also mit Zea-Wuchsstoff ausgeführt worden. Ihre Resultate sind deshalb merkwürdig, weil die aus dem basalen Teil der Koleoptile geschnittenen Zylinderchen einen dünneren Querschnitt haben als diejenigen, welche der Koleoptile dicht unterhalb der Spitze entnommen werden. Letztere apikalen Zylinderchen besitzen dagegen eine mehr oder weniger konische Form und sind bekanntlich aus kürzeren Zellen aufgebaut als die zuerst genannten basalen. Ungeachtet dessen zeigen die Ergebnisse dieser bei 23° ausgeführten Versuche deutlich, dass es wohl möglich ist, den Verlauf des Wuchsstofftransports bei dieser Temperatur mit Zylinderchen zu untersuchen, welche der Koleoptile in verschiedener Entfernung von der Spitze entnommen wurden. Da ich nun 12 Zylinderchen für eine Transportbestimmung brauche, so kann ich mit Zylinderchen von 6 Koleoptilen 5 Transportbestimmungen machen, wenn ich aus jeder Koleoptile 10 Zylinderchen schneide. Es kam mir aber nicht unwahrscheinlich vor, dass bestimmte Unterschiede in den Zylinderchen bezüglich des Wuchsstofftransports in anderen Fällen dennoch vorhanden sein könnten. Es könnten die Zylinderchen aus dem apikalen Koleoptilteil z.B. einmal schneller und intensiver transportieren als diejenigen aus dem basalen Koleoptilteil. Um eventuelle Fehler infolge derartiger Unterschiede so viel wie möglich zu kompensieren, sind die Transportbestimmungen fast immer mit 6 Zylinderchen, welche aus dem oberen, und 6 Zylinderchen, welche aus dem unteren Koleoptilteil geschnitten wurden, ausgeführt worden. Haben wir z.B. 6 Koleoptilen *a* und 6 Koleoptilen *b* in Zonen von 2 mm verteilt, und nummerieren sie von oben nach unten von 1 bis 10, so werden Transportbestimmungen mit 6 Zylinderchen der Zone 1, Gruppe *a*, und 6 der Zone 10, Gruppe *b*; mit 6 der Zone 2, Gruppe *a* und 6 der Zone 9, Gruppe *b*; mit 6 der Zone 3, Gruppe *a* und

6 der Zone 8, Gruppe *b*; usw. gemacht. In diesem Falle wurde also eine Strecke der Koleoptile von 20 mm in Zylinderchen zerlegt. In den meisten Versuchen war diese Strecke nicht grösser als 12 bis 16 mm, während niemals Zylinderchen verwendet wurden, deren unterer Schnittfläche nicht wenigstens 4 mm vom Mesokotyl entfernt war, weil der Querschnitt einer Koleoptile nach der Basis hin einen allmählich geringer werdenden Hohlraum aufweist und dieser Hohlaum gerade in den letzten mm ziemlich stark abnimmt.

Es ist deutlich, dass man in dieser Weise zu einer Kompensation von etwaigen Fehlern kommt. Ausserdem hat man den Vorteil, viele Zylinderchen aus wenigen Koleoptilen verwenden zu können. Die Bestimmungen, welche mit Zylinderchen aus denselben Koleoptilen gemacht werden, sind ferner von der Variabilität der Koleoptilen unabhängig. Es kommt noch dazu, dass man für einen totalen Versuch sehr wenig Koleoptilen braucht, und es ist daher einfacher, die nötige Zahl der für den Transport zu verwendenden Koleoptilen möglichst egal auszusuchen. Schliesslich ist es überhaupt unmöglich, Transportversuche mit Zylinderchen zu machen, welche je aus derselben Stelle einer Koleoptile geschnitten worden sind, weil dann die Zeit für grössere Versuche fehlen würde. Solche grösseren Versuche sind aber immer wichtig, in bestimmten Fällen, z.B. bei der Bestimmung des Temperatureinflusses auf den Transport, sogar absolut notwendig.

Ich habe schon gesagt, dass bei allen meinen Versuchen in der oben beschriebenen Weise gearbeitet worden ist, und werde das bei der Besprechung der einzelnen Versuche nicht wiederholen..

Wie wichtig diese Vorsichtsmassregeln gewesen sind, haben die späteren Kontrollversuche 101 und 102 gezeigt, welche im Gegensatz zu den vorigen mit Harn-Wuchsstoff ausgeführt wurden. Diese Versuche sind genau so wie

Versuch 101. Transport von Harnwuchsstoff. Ausgangskonzentration 225°. Temp. 34.5°. Zylinderchen 3 mm lang, geschnitten in einer Entfernung

von der Spitze ...	6 u 9		12 u 15		18 u 21		mm.[1]) Nach einer Trans-
portzeit von ...	30	40	30	40	30	40	Min. war die W.-Konz.
im unteren Plättchen ...	4.3	6.1	3.1	4.2	2.0	3.6	% der ursprünglichen Kon-

zentration des oberen Plättchens.

Versuch 102. Transport von Harnwuchsstoff. Ausgangskonzentration 260°. Zylinderchen 3 mm lang, geschnitten in einer Entfernung

von der Spitze ...	6 u 9		12 u 15		18 u 21		mm.[1]) Bei einer Temp. von
23°, nach ...	35	50	35	50	35	50	Min. war die W.-Konz.
des unteren Plättchens ...	3.0	5.0	2.5	4.2	1.1	2.8	%; bei einer Temp. von
17°, nach ...	75	100	75	100	75	100	Min. war diese W.-Konz.
des unteren Plättchens ...	4.8	6.0	3.4	5.0	2.4	4.0	% der ursprünglichen

Wuchsstoffkonzentration des oberen Plättchens.

[1]) „18 u 21" heisst: die obere Schnittfläche von 6 der 12 Transportzylinderchen war 18 mm, diejenige der 6 anderen Zylinderchen war 21 mm von der Koleoptilspitze entfernt.

die vorigen zu lesen, und brauchen keine weitere Erklärung. *In diesen Versuchen transportierten Zylinderchen, welche in einer kürzeren Entfernung von der Spitze aus der Koleoptile geschnitten worden waren, mehr Wuchsstoff. Die nach einer bestimmten Zeit transportierte Wuchsstoffmenge war daher etwas geringer, wenn die Zylinderchen mehr basal aus der Koleoptile geschnitten waren.*

§ 3. Versuche mit verschieden langen Koleoptilzylinderchen.

Wir haben im II. Abschnitt dieser Arbeit gesehen, wie sich der Transport durch verschieden lange Koleoptilzylinderchen verhalten muss, wenn wir es mit reiner Diffusion zu tun haben, und welches Verhalten zu erwarten ist, wenn andere Prozesse eine überwiegende Rolle beim Transport spielen. Es handelt sich jetzt darum, den Wuchsstofftransport nach Veranlassung der in Abschnitt II gemachten Erwägungen zu untersuchen.

Ich werde zuerst die Transportversuche besprechen, welche bei 0° ausgeführt wurden. Ganz allgemein kann man sagen, dass die Lebensprozesse der höheren Pflanzen bei dieser Temperatur, wenn auch nicht ganz aufgehoben, dennoch sehr stark herabgesetzt sind. Die Methode der Abkühlung auf 0° von bestimmten Pflanzenorganen ist deshalb sehr geeignet, um zu untersuchen, inwiefern solche Organe aktiv an einem Prozess teilnehmen, auch weil man an den Organen dabei so wenig wie möglich ändert und sie nicht beschädigt, was man von Narkoseversuchen wohl nicht sagen kann. Ich denke dabei besonders an die zahlreichen Untersuchungen über den Transport des Wassers und der darin gelösten Stoffe. Auch Heyn (1931) verwendet diese Methode, wenn er den Zuwachs der Zellwand verhindern will, und bringt dazu seine Koleoptilen in Eiswasser. Es kam mir erwünscht vor, zu untersuchen, ob der Transport des Wuchsstoffes bei 0°, also bei einer

möglichst geringen Beteiligung der lebenden Zelle, ein rein physikalischer Prozess ist, d.h. auf Diffusion beruht. In diesem Falle werden Transportgeschwindigkeit und Intensität von 2mal längeren Zylinderchen halb so gross sein müssen, was darin zum Ausdruck kommt, dass durch 2mal längere Zylinderchen nach einer 2mal längeren Transport-

TABELLE II.

Transport bei 0° mit Koleoptilzylinderchen von 1 und 2 mm.

Versuchs-nummer.	Ausgangs-konz.	1 mm.		2 mm.	
		Zeit *a*	% Transp.	Zeit 2*a*	% Transp.
110	115°	25	0.6	50	0.6
		50	3.0	100	2.6
		75	4.7	150	4.6
		100	6.7	—	—
113	150°	40	1.7	100	2.0
		77	3.3	150	3.2
		100	4.4	203	3.9
		138	6.1	250	5.0
117	150°	50	2.9	100	2.4
		85	4.7	170	3.9
		115	6.1	230	6.1
		150	7.1	300	7.4
119	120°	55	1.2	110	1.2
		90	3.2	180	3.3
		120	4.2	243	4.3
		150	5.6	300	5.4

zeit gleich viel Wuchsstoff ins untere Plättchen ankommt. (schematisiert in Abb. 5 B). Wenn also von 1 mm langen Zylinderchen nach 25 Minuten 0.6 % von einer bestimmten Wuchsstofflösung transportiert wird, müssen 2 mm lange Zylinderchen in 50 Minuten auch 0.6 % transportiert haben.

[(d.h. die Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens ist nach Beendigung des Transports 0.6 % der ursprünglichen Konzentration des oberen Plättchens. (Vergl. Abschn. III, S. 415 ff.)]. Diese Werte findet man tatsächlich in der Tabelle II, welche die Resultate von 4 verschiedenen derartigen Transportversuchen enthält. Die Tabelle ist derweise eingerichtet, dass die von 1 mm langen Zylinderchen transportierte Wuchsstoffmenge nach einer Zeit *a* neben der Wuchsstoffmenge steht, welche von 2 mm langen Zylinderchen nach einer Zeit (genau oder ungefähr) *2a* transportiert wurde. Die Zahlen der Versuche 113 und 119 sind in den ausgezogenen Kurven der Abb. 18 graphisch dargestellt. Die gestrichelten Kurven gelten für den Transport mit invers gestellten Koleoptilzylinderchen. Ich komme darauf in Abschnitt V zurück. Aus diesen Versuchen ist zu schliessen, *dass der Transport bei 0° nach dem Diffusionsschema verläuft.* (Abb. 5 B).

Ich muss aber gleich darauf hinweisen, dass hier von einer einfachen Diffusion nicht die Rede sein kann, weil auch der Transport bei 0° nur rein polar stattfindet. Ich komme darauf im V. Abschnitt zurück.

Wir werden jetzt sehen, dass der Transport bei normaler (23°) und hoher Temperatur (45°) nach ganz anderen Gesetzen verläuft. Die Versuchsergebnisse welche sich auf dem Transport bei 23° beziehen, findet man in den Abbildungen 10 A, B und C dargestellt. Versuch 78 (Abb. A) ist mit Koleoptilzylinderchen von 1, 2, und 3 mm ausgeführt worden. Die Versuchsdaten sind wie immer die prozentualen Wuchsstoffmengen (Ordinate) bezogen auf die Ausgangskonzentration, die nach verschiedener Zeit (Abszisse) in den unteren Plättchen anwesend sind. Für die 3 Längen der Transportzylinderchen gelten die 3, mit „1 mm", „2 mm", und „3 mm" bezeichneten Kurven. Ausserdem ist in der Abbildung die *Ausgangskonzentration* des oberen Plättchens, die

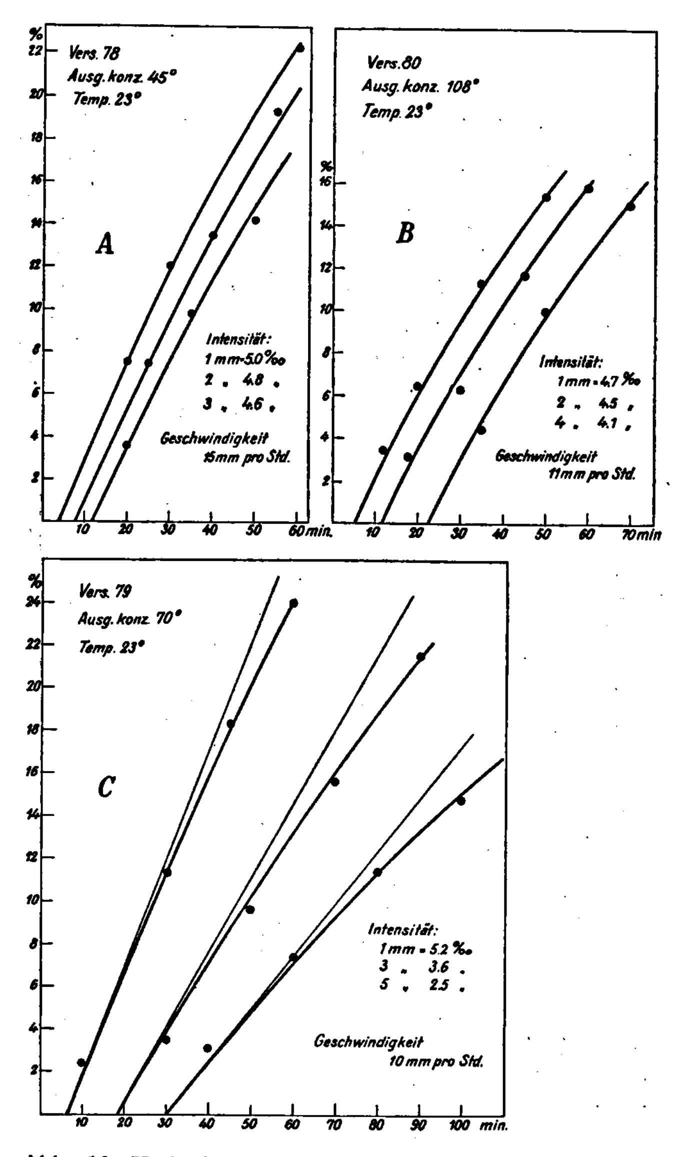


Abb. 10. Verlauf des Wuchsstofftransports durch verschieden lange Koleoptilzylinderchen bei 23°. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport. Temperatur, Ausgangskonzentration der Wuchsstofflösung, und die Transportintensitäten bei den verschiedenen Zylinderlängen sind in der Abbildung angegeben.

A. Zylinderchen von 1, 2 und 3 mm
B. Zylinderchen von 1, 2 und 4 mm
C. Zylinderchen von 1, 3 und 5 mm

Transport*geschwindigkeit* (welche für alle 3 Zylinderlängen gleich ist) und die *Intensität* des Transports für die 3 Zylinderlängen angegeben. Wir sehen, dass die Transportintensität, bestimmt nach der im III. Abschnitt auf S. 421 beschriebenen und in Abb. 5 A und B dargestellten Weise, bei Gebrauch von 3 mm langen Transportzylinderchen nur sehr wenig geringer ist als bei den 1 mm langen Transportzylinderchen. Die Versuche 80 und 79, welche in derselben Weise in den Abbildungen 10 B und 10 C

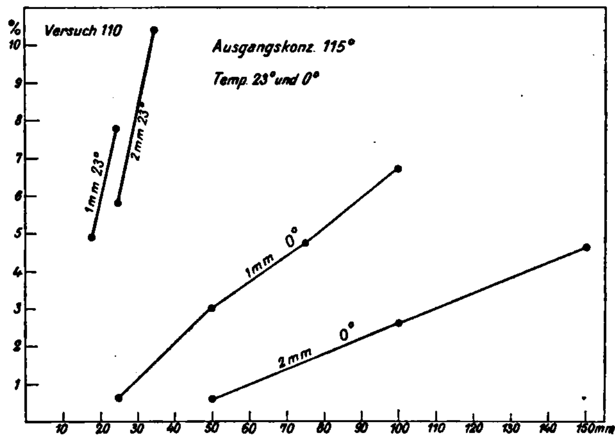


Abb. 11. Wuchsstofftransport durch 1 und 2 mm lange Koleoptilzylinderchen bei 0° und bei 23°. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

dargestellt sind, wurden mit bzw. 1, 2 und 4 mm, und 1, 3, und 5 mm langen Zylinderchen ausgeführt. Sie brauchen keine weitere Erläuterung. Als Extrem finden wir in Versuch 79 (Abb. 10 C), dass die Transportintensität eines 5 mm langen Transportzylinderchens halb so gross ist wie die Transportintensität eines 1 mm langen Zylinderchens. Nach den Diffusionsgesetzen hätte die Transportintensität der 5 mm langen Zylinderchen $^1/_5$ mal den Wert der Intensität bei 1 mm langen Zylinderchen

betragen müssen. Wenn wir nun bedenken, dass in den Koleoptilzylinderchen Wuchsstoff verbraucht und vielleicht auch teilweise vernichtet wird, so beweisen diese Versuche einwandfrei, dass im Gegensatz zu der Diffusion, *neben der Geschwindigkeit auch die Intensität des Wuchsstofftransports bei 23° van der Länge der benutzten Koleoptilzylinderchen vollkommen unabhängig ist.* Man kann es auch so ausdrücken, dass nach Zugabe von Wuchsstoff bei 23° in der Koleoptile ein gleichmässiger Wuchsstoffstrom entsteht, dessen Intensität und Geschwindigkeit von der Länge der benutzten Koleoptilzylinderchen nicht beeinflusst wird.

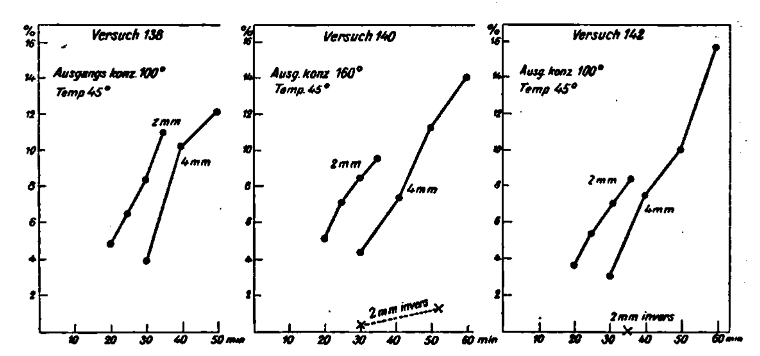


Abb.. 12. Wuchsstofftransport durch 2 und 4 mm lange Koleoptilzylinderchen bei 45°. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

Ich will jetzt noch kurz die Abbildung 11 besprechen, welche in der üblichen Weise die Darstellung von Versuch 110 ist. Wir finden hier in einem Versuch gleichzeitig: *a.* den Verlauf des Transports bei 23°, *b.* bei 0°, beide mit Zylinderchen von 1 und 2 mm. Es tritt hier deutlich die Parallelität der für 23° geltenden, und die schon eher erwähnten Divergenz der für 0° geltenden Kurven hervor. Die Werte für 0° findet man auch schon in der Tabelle II.

Die Transportversuche 138, 140, und 142, welche mit 2 und 4 mm langen Koleoptilzylinderchen bei 45° aus-

geführt wurden, sind in der üblichen Weise als ausgezogenen Kurven in der Abbildung 12 dargestellt. Einzelne Werte bezüglich des inversen Transports sind mit kleinen Kreuzen angegeben, können hier aber ausser Betracht gelassen werden. Aus diesen Kurven zeigt sich deutlich, dass neben der Transportgeschwindigkeit *bei 45° auch die Transportintensität von der Länge der benutzten Koleoptilzylinderchen unabhängig ist.*

Wir sehen also aus den bis jetzt in diesem Abschnitt erwähnten Versuchen dass *der Transport des Wuchsstoffes bei 23° und bei 45° nach den gleichen Gesetzen verläuft, welche mit der Diffusion nichts zu tun haben, wogegen der Transport bei 0° offenbar wohl nach dem Diffusionsschema erfolgt.*

§ 4. Der Verbrauch des Wuchsstoffes in der Koleoptile und einige für die Transportanalyse nebensächliche Versuchsergebnisse.

Obwohl der Verbrauch des Wuchsstoffes ein Problem für sich bildet, dessen Lösung nicht meine Absicht war, so glaube ich doch auf einige Versuche zurückkommen zu müssen, in welchen sich dieser Verbrauch gezeigt hat.

Schon im vorigen Paragraphen habe ich einige Worte dem Verbrauch des Wuchsstoffes in der Koleoptile gewidmet. Ich habe nämlich darauf hingewiesen, dass die (geringe) Divergenz der für die verschiedenen Längen der Transportzylinderchen geltenden Kurven (Abb. 10), welche eine geringe Abnahme der Transportintensität bei Gebrauch von längeren Zylinderchen bedeutet, wahrscheinlich dem *Verbrauch* des Wuchsstoffes in den Koleoptilzylinderchen zugeschrieben werden muss. Betrachten wir die in die Abbildung 10 aufgenommenen Werte für die Transportintensität bei den verschiedenen Zylinderlängen, so finden wir eine Abnahme der Transportintensität, welche dem Längenunterschied der Transportzylinderchen proportional

ist. Das gilt vollkommen für die Versuche 78 und 80, wo die Abnahme der Transportintensität 0.2 $^0/_{00}$ pro mm beträgt, während die Proportionalität im Versuch 79 nicht so schön ist, und zwischen 1 und 3 mm gleich 0.8 $^0/_{00}$, zwischen 3 und 5 mm gleich 0.55 $^0/_{00}$ pro mm beträgt.

Weiterhin ist der Verbrauch des Wuchsstoffes in sehr ausgesprochener Weise im folgenden Versuch zum Ausdruck gekommen, welcher aber zu einem ganz anderen

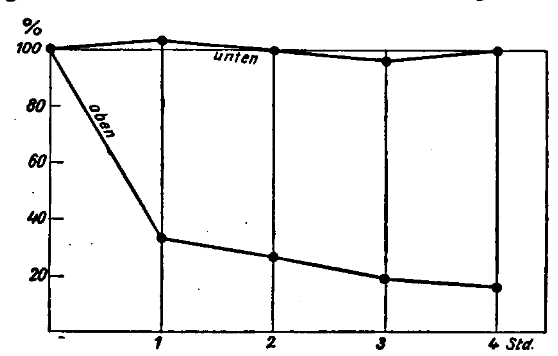


Abb. 13. Die prozentualen Wuchsstoffkonzentrationen der oberen und unteren Plättchen (Ordinate) bei einem Transportversuch mit wuchsstoffarmen, 2 mm langen Koleoptilzylinderchen nach verschiedener Transportzeit (Abszisse). Ausgangskonzentration der oberen und der unteren Plättchen gleich 6,4°.

Zwecke vorgenommen wurde. Ich möchte nämlich wissen, wie sich die Wuchsstoffkonzentrationen von zwei gleichen Agarplättchen mit den gleichen Wuchsstoffmengen im Zeitverlauf änderten, wenn ich diese als oberes und unteres Agarplättchen für den Wuchsstofftransport benützte. Die Versuchsaufstellung war folgende: unten: Agarplättchen mit einer Wuchsstoffkonzentration von 6.4°, darauf 12 2mm lange Koleoptilzylinderchen, welche von zweimal dekapitierten (d.h. 3½ und 1 Stunde bevor sie in Zylinderchen zerlegt wurden, waren die Keimlinge dekapitiert worden)

Avenapflanzen stammten, und auf diesen Zylinderchen wieder ein Agarplättchen, das auch 6.4° Wuchsstoff enthielt. In der folgenden Abbildung (13) ist nun die Aenderung der Wuchsstoffkonzentration der beiden Plättchen durch zwei Kurven dargestellt. Abszisse: die Zeit. Ordinate: die Wuchsstoffkonzentration in Prozenten der Ausgangskonzentration. Nach den noch nicht erwähnten Ergebnissen des V. Abschnitts, worin gezeigt wird, dass der Wuchsstoff die Koleoptile nur in basaler Richtung passieren kann, und im Falle, dass kein Wuchsstoff oder nicht aller Wuchsstoff in den Koleoptilzylinderchen verbraucht würde, wäre nun zu erwarten, dass die Wuchsstoffkonzentration des oberen Plättchens ab-, die des unteren Plättchens zunimmt. Die Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens bleibt aber während des Versuches vollkommen gleich. Von allem aus dem oberen Plättchen während der ganzen Versuchsdauer verschwundenen Wuchsstoff ist also nichts im unteren Plättchen angekommen. Dieser Wuchsstoff ist demnach in den Koleoptilzylinderchen aufgebraucht worden, bevor er das untere Plättchen erreicht hat. Nun muss ich dabei nochmals betonen, dass hier mit Koleoptilzylinderchen gearbeitet wurde, von denen angenommen werden kann, dass sie infolge der zweifachen Dekapitation höchstens nur sehr geringe Mengen Wuchsstoff enthielten. (Vergl. van der Weij 1931), also sozusagen grossen „Wuchsstoffhunger" hatten. Deshalb sind solche Koleoptilzylinder zwar sehr geeignet, um den *Verbrauch* des Wuchsstoffes zu untersuchen, sind aber für die Analyse des Wuchsstoff*transports* kaum zu verwenden, wie es sich in diesem Versuch besonders deutlich zeigt. Doch sind auch mit der Verwendung von Zylinderchen, welche von nicht zuvor dekapitierten Keimlinge stammen, Schwierigkeiten verbunden. Denn es ist sehr gut möglich, dass der erste Wuchsstoff, der bei einem normalen (d.h. oberes Plättchen am Versuchsbeginn *mit*, unteres *ohne* Wuchsstoff) Transportversuch im unteren

Plättchen angetroffen wird, von dem noch in den Koleoptilzylinderchen vor dem Anfang der Transportbestimmung anwesenden Wuchsstoff herrührt. Diese Wuchsstoffmenge ist aber sehr gering, und der dadurch verursachte Fehler ist umso geringer, je grösser die Ausgangskonzentration des oberen Agarplättchens ist. Ich habe von derartigen Fehlern auch niemals etwas bemerken können.

Ich habe weiter zeigen können, dass es möglich ist, aus Koleoptilzylinderchen, durch welche Wuchsstoff geströmt hat, Wuchsstoff zu extrahieren. Ein solcher Versuch wurde folgendermassen ausgeführt. Vier Gruppen von je 12 2 mm langen Koleoptilzylinderchen waren für den Transport von Wuchsstoff in einer Ausgangskonzentration von 150, 300, 600 und 1200° während 50 Minuten benutzt worden (und zwar für Versuch 160, S. 460 Abb. 19). Sie wurden darauf 4 Stunden lang auf ein frisches Agarplättchen hingesetzt, danach wurde die Wuchsstoffkonzentration dieses Plättchens bestimmt. Diese Konzentration betrug für diejenigen Zylinderchen, welche Wuchsstoff in einer Ausgangskonzentration von 150, 300, 600, und 1200° transportiert hatten 2.2°, bzw. 4.6°, 8.7° und 18.3°, oder als Prozentsatz der Ausgangskonzentration 1.46, 1.53, 1.45, und 1.52 %. Damit ist also bewiesen, dass Koleoptilzylinderchen einen Teil des in ihnen vorhandenen Wuchsstoffes abgeben können, wenn sie auf Agarplättchen gestellt werden. Ob bei solchen Zylinderchen noch die „Regeneration einer physiologischen Spitze" (Dolk 1926) stattfinden kann, ist nicht zu sagen, weil die für die Neubildung des Wuchsstoffes in einer abgeschnittenen Koleoptile notwendigen Bedingungen noch nicht bekannt sind. Auf die Tatsache, dass die in dieser Weise aus den Zylinderchen isolierte Wuchsstoffmenge den gleichen relativen (d.h. bezogen auf die Ausgangskonzentration der transportierten Wuchsstoffkonzentration) Wert hat, ist also vorläufig kein besonderer Wert zu legen.

Schliesslich will ich noch einen Versuch erwähnen, der als die Prüfung einer anderen Methode der Wuchsstofftransportanalyse zu betrachten ist. Auf ein wuchsstoffreies Agarplättchen wurden 12, in diesem Falle 6mm lange Koleoptilzylinderchen gestellt. Die Koleoptilen, aus denen die Zylinderchen entnommen wurden, waren nicht zuvor dekapitiert worden; die Zylinderchen enthielten also am Anfang des Transports noch eine beträchtliche Menge Wuchsstoff. Auf diese Zylinderchen wurde nun 10 Minuten lang ein Agarplättchen mit einer Wuchsstoffkonzentration

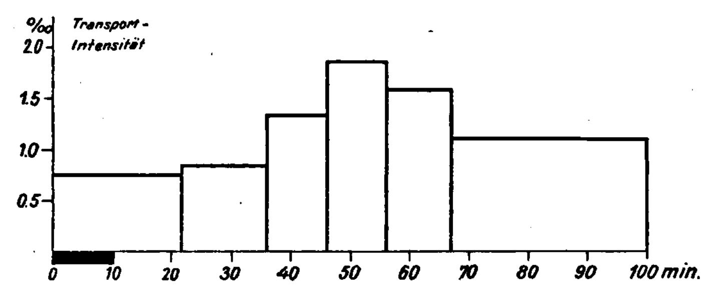


Abb. 14. Transportintensität (Ordinate) von 6mm langen Zylinderchen, auf welchen 10 Minuten lang (als schwarzer Block unterhalb der Abszisse angegeben) ein Agarplättchen mit einer Wuchsstoffkonzentration von 165° gestanden hatte, verschiedene Zeit (Abszisse) nach dem Auflegen dieses Agarplättchens.

von 165° gelegt, und danach wieder entfernt. 22 Minuten nach dem Versuchsbeginn, also 12 Minuten, nachdem das Wuchsstoff enthaltende Plättchen en fernt wurde, stellte ich die 12 Transportzylinderchen auf ein frisches, wuchsstoffreies Agarplättchen, und liess sie darauf 14 Minuten lang stehen. Darauf stellte ich sie 10 Minuten lang auf ein drittes, wuchsstoffreies Agarplättchen und wiederholte das noch einige Male. Es wurden nun die Wuchsstoffkonzentrationen der verschiedenen unteren Plättchen bestimmt, und daraus die Wuchsstoffmengen, welche während der verschiedenen Zeitintervalle pro Minute in den Agar-

plättchen angekommen waren, also die mittleren Transportintensitäten während dieser Zeitintervalle, berechnet. Das Resultat dieses Versuches habe ich in Abb. 14 als Treppenkurve dargestellt. Abszisse: Zeit nach dem Versuchsbeginn. Ordinate: Transportintensität. Mit dem schwarzen Block unterhalb der Abszisse ist die Zeit angegeben, in der das Wuchsstoff enthaltende Agarplättchen auf den Koleoptilzylindern lag. Wir sehen, dass die Transportintensität etwa 50 Minuten nach dem Versuchsbeginn ein Optimum erreicht. Man kann daraus schliessen, dass der Wuchsstoff im Durchschnitt 45 Minuten braucht, um 6 mm Koleoptil zu durchlaufen, also eine Geschwindigkeit von 8 mm pro Stunde hat, ein Wert, der auch bei den anderen Transportversuchen gefunden wird. Besonders wichtig scheint mir aber die Tatsache, dass das Optimum so sehr wenig ausgesprochen ist, und dass dieser Maximalwert nur 2½ mal höher als der geringste Intensitätswert ist. Die in den 10 Minuten oben in die Koleoptile eingedrungene Wuchsstoffmenge passiert die Koleoptile also nicht „en bloc", und kommt nur sehr „diffus" im unteren Plättchen an. Es ist deutlich, dass diese Methode der Wuchsstofftransportanalyse weit gegen die von mir sonst allgemein verwendete zurücksteht. Deshalb ist sie im übrigen auch nicht angewendet worden.

ABSCHNITT V.

DIE POLARITÄT DES WUCHSSTOFF-TRANSPORTS.

§ 1. Einleitung.

Schon von F. W. Went (1928a) wurde festgestellt, dass der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile eine polare Erscheinung ist. Wenn er nämlich den Transport durch invers gestellte Zylinderchen in der gewöhnlichen Weise bestimmte, kam er zum Schluss, dass in diesem

Falle sehr wenig oder gar kein Wuchsstoff in das untere Agarplättchen gelangte. Daran schliessen sich auch die Resultate Beyer's (1928) an, wenn er findet, dass keinerlei Reizleitung von der Spitze nach der Basis einer Koleoptile mehr statt findet, sobald ein invers gestellter Koleoptilring dazwischen geschaltet worden ist.

Die Polarität des Wuchsstofftransports lässt sich in zweierlei Weise untersuchen. Man kann sich nämlich die Frage stellen:

a. wie verhält sich der Transport in inverser Richtung zum normalen?

b. Inwiefern kann der Wuchsstoff vom Orte einer niedern zu dem einer höheren Konzentration transportiert werden?

Ehe ich aber zur Besprechung dieser beiden Versuchsgruppen übergehe, will ich ein paar Worte der Frage widmen, inwiefern die in der Längsrichtung wirkende Schwerkraft den Wuchsstofftransport beeinflusst.

§ 2. Einfluss der in der Längsrichtung wirkenden Schwerkraft auf dem Wuchsstofftransport in der Koleoptile.

Nach den Untersuchungen der letzten Zeit ist wohl einwandfrei festgestellt worden, dass die in der Längsrichtung wirksame Schwerkraft wenigstens bei längerer Einwirkung einen tonischen Einfluss auf die geotropische Krümmung hat. Ich weise dafür besonders auf das Sammelrefarat Zimmermann's (1927), den Arbeiten von Metzner (1929) und Dolk (1930) und auf die Monographie von Rawitscher (1932) hin. Es besteht nun die Möglichkeit, dass diese Erscheinung mit einer Beeinflussung des totalen Wuchsstofftransports durch die in der Längsrichtung einwirkende Schwerkraft zusammenhängt. Das lässt sich mittels der gewöhnlichen Transportversuche leicht untersuchen. Man kann den Transport in vier Richtungen untersuchen, und zwar:

a. normal bez. der Koleoptile und der Schwerkraft: *normal;*
b. normal bez. der Koleoptile, umgekehrt bez. der Schwerkraft: *umgekehrt;*
c. umgekehrt bez. der Koleoptile, normal bez. der Schwerkraft: *invers;*
d. umgekehrt bez. der Koleoptile und der Schwerkraft: *umgekehrt invers.*

Ich will hier nun drei Versuche erwähnen, in welchen diese vier möglichen Transportrichtungen nebeneinander studiert wurden. Die Ergebnisse sind in der üblichen Weise

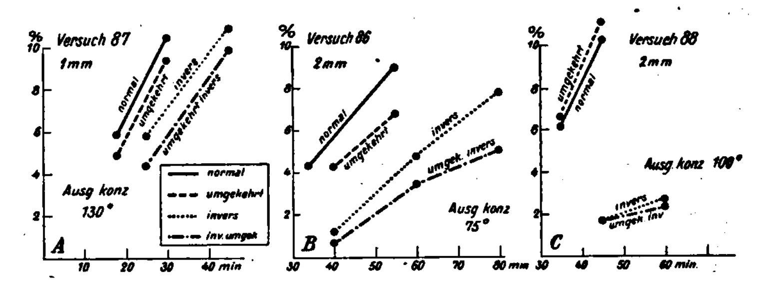


Abb. 15. Wuchsstofftransport in allen Richtungen bei 23°.
Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.
A. Koleoptilzylinderchen 1 mm lang.
B. „ 2 mm lang.
C. „ 2 mm lang.

in der Abbildung 15 dargestellt worden. Es zeigt sich, dass in Versuch 87 (mit 1 mm langen Transportzylinderchen ausgeführt) und in Versuch 86 (ausgeführt mit 2 mm langen Zylinderchen) der normale Transport etwas stärker war als der umgekehrte. In Versuch 88 (Zylinderchen von 2 mm) aber ist der umgekehrte Transport eben etwas grösser. Schlussfolgerung: *die Schwerkraft hat höchstens nur einen geringen Einfluss auf den Wuchsstofftransport in basaler Richtung.*

Die in der Abbildung wiedergegebenen Werte für den inversen und den umgekehrt inversen Transport sind nur

vollständigkeitshalber angegeben. Ich will darauf hier nicht eingehen, weil es sich herausgestellt hat, dass alle Werte bezüglich des inversen Transports sehr wahrscheinlich auf Diffusion von Wuchsstoff in dem den Koleoptilzylinderchen anhängenden Wasser zurückzuführen sind. Ich komme darauf gleich zurück.

Ich will auch auf die in diesem Paragraphen beschriebenen Versuche deshalb nicht zu grossen Wert legen, weil es sich hier nur um einzelne Versuche handelt. Es sei jedoch darauf hingewiesen, dass hier ganz wichtige Probleme vorliegen, deren Lösung mich viel zu weit führen würde.

§ 3. Verhältnis des inversen Transports zum normalen.

Die in diesem Paragraphen beschriebenen Versuche haben mir grosse Schwierigkeiten bereitet, weil ihre Resultate anfangs sich ganz widersprechend waren. Mein erster Eindruck war, dass der inverse Transport über 1 mm gegenüber dem normalen Transport nur wenig zurücksteht, während die Unterschiede bei Gebrauch von 2 mm langen Koleoptilzylinderchen sehr erheblich waren. Die in der Abbildung 15 dargestellten, zum Teil schon besprochenen Versuche seien dafür das Beispiel. Auch Abbildung 16 zeigt ziemlich erhebliche Werte für den inversen Transport über 1 und 2 mm. Es sei hier aber auf die wenig wahrscheinliche Form der Kurve bezüglich des *inversen* Transports über 1 mm hingewiesen. Nach 50 Minuten nimmt die Wuchsstoffkonzentration im unteren Plättchen nämlich praktisch nicht mehr zu; es sollte der Wuchsstofftransport dann also eingestellt sein. Ein ganz anderes Bild zeigen die in der Abbildung 17 dargestellten Versuche 114 und 118. Die Kurven für den *normalen* Transport über 1 und 2 mm verlaufen normal parallel. Die Werte für den *inversen* Transport sind sehr gering oder gleich 0 und verlaufen ausserdem zum Teil wiederum unwahrscheinlich.

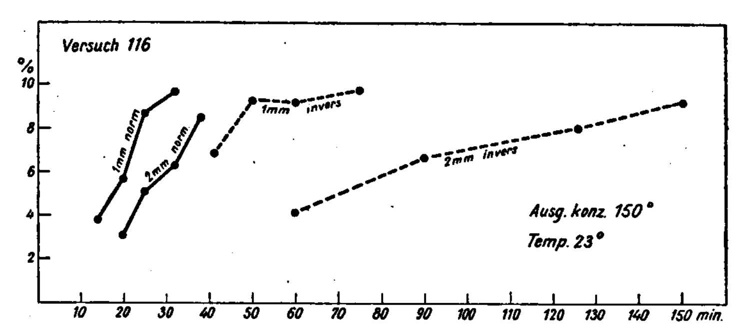


Abb. 16. Verlauf des normalen und des inversen Transports durch 1mm und 2mm lange Koleoptilzylinderchen bei 23°. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

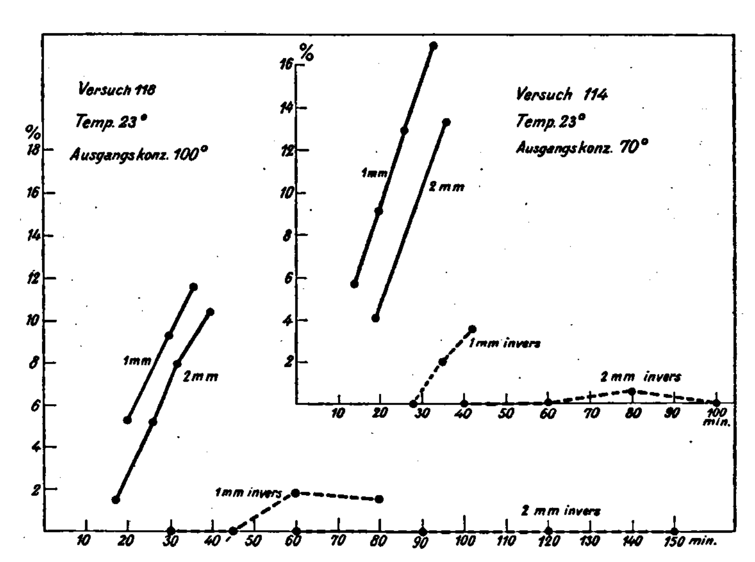


Abb. 17. Verlauf des normalen und des inversen Transports durch 1mm und 2mm lange Koleoptilzylinderchen bei 23°. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

Wie sind die Widersprüche in diesen, bei 23° ausgeführten, Versuchen zu erklären? Wohl kaum anders, als dass die Werte für den inversen Transport nicht wirklich dem Wuchsstofftransport durch die lebenden Zellen, sondern der Diffusion von Wuchsstoff in dem den Koleoptilzylinderchen anhängenden Wasser zugeschrieben werden müssen. Es ist dann auch verständlich, dass die gefundenen Werte für den inversen Transport über 2 mm soviel mehr gegen die Werte für den normalen Transport zurückstehen, als die entsprechenden Werte für den Transport über 1 mm.

Die Menge des anhängenden Wassers kann verhältnismässig gross sein. Das Wasser kann dreierlei Herkunft haben: *a.* es ist von den Agarplättchen ausgepresst worden; *b.* es ist aus den Schnittflächen der Koleoptilzylinderchen getreten; *c.* es war vor dem Versuchsbeginn schon auf den etwas angefeuchteten Agarplättchen anwesend. Nun waren *a* und *b* natürlich nicht zu vermeiden. Das Anfeuchten der Agarplättchen kann man aber unterlassen. Dass das bei den ersten Versuchen mit den relativ grossen Werten für den inversen Transport nicht der Fall gewesen ist, hat seinen Grund darin, dass ich damals zu sehr ein Eintrocknen des Agars während des Versuches und die damit verbundenen Fehler befürchtete. Als es sich später zeigte, dass die Agarplättchen während der Transportzeit doch nicht eintrocknen, eher am Versuchsende feuchter aussehen als vor dem Versuchsbeginn, habe ich selbstverständlich die Agarplättchen vor dem Anfang des Transports nicht mehr angefeuchtet [1]).

---

[1]) Ich brauche wohl nicht zu sagen, dass die Diffusion auch eine gewisse Rolle beim *normalen* Transport spielt. Der Wuchsstofftransport durch Diffusion aber steht, besonders wenn mit nicht angefeuchteten Agarplättchen gearbeitet wird, (was ausser in den ersten Versuchen immer der Fall war) sosehr gegen den normalen zurück, dass er praktisch von keinem Interresse ist und hier nur beiläufig erwähnt wird.

Einzelne Bestimmungen des inversen Transports neben dem normalen bei 45° finden wir in der Abbildung 12, S. 437, Versuch 140 und 142. Auch hier handelt es sich nur um höchstens äusserst geringe Werte, welche wohl ebenfalls der Diffusion im anhaftenden Wasser zugeschrieben werden müssen.

Schliesslich habe ich den inversen Transport auch

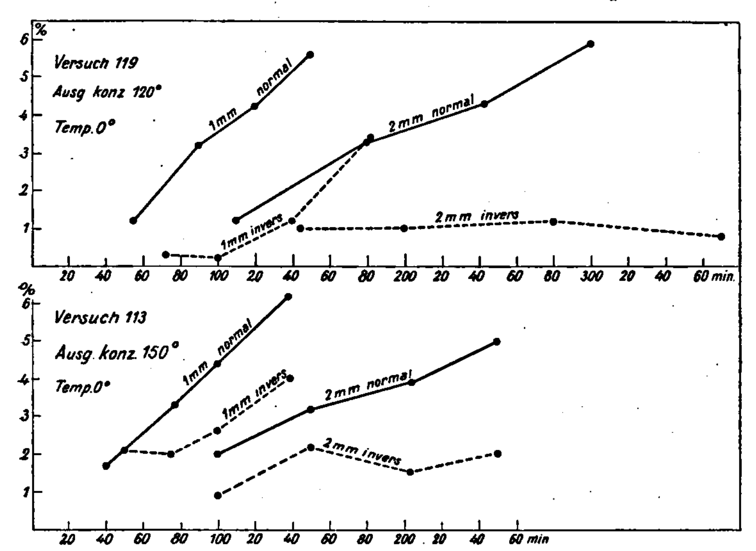


Abb. 18. Verlauf des normalen und des inversen Transports durch 1 und 2 mm lange Koleoptilzylinderchen bei 0°. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

bei 0° neben dem normalen bestimmt. Die diesbezüglichen Versuche habe ich in der Abbildung 18 wiedergegeben. Auch hier ist der inverse Transport sehr viel geringer als der normale; auch hier zeigen die Kurven, welche den inversen Transport darstellen einen unwahrscheinlichen (nicht fliessenden) oder unmöglichen (wenn nämlich nach längerer Transportdauer weniger Wuchsstoff transportiert worden ist) Verlauf. Und dabei sind die Transportzeiten

hier besonders lang, sind somit auch relativ grössere Diffusionswerte zu erwarten als bei 23°, sofern die Menge des kapillar an den Koleoptilzylinderchen haftenden Wassers gleich gross ist.

Aus diesen Versuchen ist mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass *der Wuchsstoff weder bei 23°, noch bei 45°, noch bei 0° die Koleoptile in apikaler Richtung passieren kann,* oder anders ausgedrückt: *in inverser Richtung ist kein Transport des Wuchsstoffes möglich.*

§ 4. Der Transport vom Orte einer niederen zu dem einer höheren Wuchsstoffkonzentration.

Nach den im vorigen Paragraphen beschriebenen Ergebnissen habe ich mir die Frage gestellt, ob die Polarität des Wuchsstofftransports nicht in noch drastischerer Weise zum Ausdruck gebracht werden kann. Ist es nicht möglich, den Wuchsstoff vom Orte einer niederen zu dem einer höheren Wuchsstoffkonzentration hin transportieren zu lassen? Und bei welchen extremen Verhältnissen findet das noch statt?

Dass ein polarer Wuchsstofftransport zum Orte einer höheren Wuchsstoffkonzentration hin stattfinden kann, erfolgt schon aus Versuch 56 (Seite 427). Wir finden hier nämlich, dass das untere, ursprünglich wuchsstoffreie Agarplättchen nach einer Transportzeit von 135 Minuten mehr Wuchsstoff als das obere, am Versuchsbeginn wuchsstoffhaltige Agarplättchen enthält. Am Versuchsende enthielt das obere Plättchen in vier Fällen 46, bzw. 44, 47, 48 %, das untere 57 bzw. 54, 51, 52 % des ursprünglich im oberen Plättchen vorhandenen Wuchsstoffes.

Noch stärker kam das im folgenden Versuch zum Ausdruck. Während 4½ Stunden wurde der Wuchsstofftransport von einem 10° enthaltenden, normalen, oberen Plättchen durch 2 mm lange Zylinderchen nach einem wuchsstofffreien Plättchen hin bestimmt. Nach diesen 4½ Stunden

war die Wuchsstoffkonzentration des oberen Plättchens nur noch 27 %, diejenige des unteren 74 % der ursprünglichen Konzentration des oberen Plättchens. Gleichzeitig wurde noch eine Transportbestimmung ausgeführt, wobei das obere Plättchen wieder 10°, das untere aber bei Versuchsbeginn 30° enthielt. Nach 4½ Stunden war die Wuchsstoffkonzentration des oberen Agarplättchens 28 % der ursprünglichen, also wiederum praktisch gleich gross wie im ersten Falle. Hieraus geht also hervor, dass der Wuchsstofftransport in beiden Fällen ungehindert zum Orte der höheren Wuchsstoffkonzentration stattgefunden hat.

Folgende Überlegungen, führten nun zu einer Versuchsreihe, dessen Ergebnisse den polaren Charakter des Wuchsstofftransportes noch drastischer zum Ausdruck bringen. Wenn man nämlich von einer bestimmten Wuchsstoffkonzentration im oberen Plättchen, z.B. 15°, ausgeht und die Wuchsstoffkonzentration im unteren Plättchen etwa von 0° bis 1000° variieren lässt, so kann man die Wuchsstoffmenge bestimmen, welche nach einer bestimmten Zeit, z.B. 2 Stunden noch im oberen Plättchen anwesend ist. Findet man jetzt, dass unterhalb einer bestimmten Grenze unabhängig von der Konzentration des Wuchsstoffes im unteren Plättchen die im oberen Plättchen verschwundene Wuchsstoffmenge immer gleich gross ist, so ist daraus zu schliessen, dass unterhalb dieser Grenze der Wuchsstoff tatsächlich vom Orte der niederen zu dem der höheren Wuchsstoffkonzentration hin transportiert wurde. Es wäre zwar noch schöner, wenn die Zunahme des Wuchsstoffes im unteren Plättchen bestimmt werden könnte. Das ist aber praktisch nicht möglich, weil es sich darum handeln würde, Unterschiede in der Wuchsstoffkonzentration zwischen z.B. 400 und 405° auf wenigstens 1° genau zu bestimmen; und dazu reicht die Wuchsstoffanalyse, welche bis zu einer Genauigkeit van 5 % gehen kann, nicht aus.

Es folgt jetzt die Beschreibung der zwei bei 23°, und des einzigen bei 0° ausgeführten Versuches.

Versuchsgruppe über die Polarität des Wuchsstofftransports.

Bei diesen Versuchen befanden sich 0.9 mm dicke Agarplättchen mit der gleichen Wuchsstoffkonzentration während der gleichen Zeit auf 2 mm langen Koleoptilzylinderchen, welche auf 1.8 mm dicke Agarplättchen mit einer zwischen 0° und etwa 1000° variierenden Wuchsstoffkonzentration hingestellt worden waren.

Versuch 147. Temp. 23°. Ausgangskonzentration des oberen Plättchens 11°. Nach einer Transportzeit von 100 Min. enthielt das *obere* Plättchen, wenn die gegebene Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens gleich
0 11 22 44 88 175 350 700° war, noch
72 69 72 69 69 69 80 129 % der ursprünglichen Wuchsstoffkonzentration.

Versuch 148. Temp. 23°. Ausgangskonzentration des oberen Plättchens 22.5°. Nach einer Transportzeit von 160 Min. enthielt das *obere* Plättchen, wenn die gegebene Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens gleich
0 35 70 140 280 560 1120° war, noch
44 45 44 46 45 54 >70 % der ursprünglichen Wuchsstoffkonzentration.

Versuch 169. Temp. 0°. Ausgangskonzentration des oberen Plättchens 15°. Nach einer Transportzeit von 13 Stunden enthielt das *obere* Plättchen, wenn die gegebene Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens gleich
0 30 60 120 240 480° war, noch
40 45 39 47 67 >115 % der ursprünglichen Wuchsstoffkonzentration.

Im ersten Falle (Versuch 147) beeinflusst eine Wuchsstoffkonzentration im unteren Plättchen von 175°, also 16mal stärker als die Ausgangskonzentration des oberen Plättchens den Wuchsstofftransport noch nicht im mindesten; erst bei einer 32mal stärkeren Konzentration ist die oben verschwundene Wuchsstoffmenge etwas geringer.

In Versuch 148 liegt die Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens, welche noch keinen Einfluss auf den Transport hat, zwischen 280 und 560°, das ist eine 12, bzw. 24mal stärkere Konzentration als die Ausgangskonzentration des oberen Plättchens.

Der Resultat des, in Gegensatz zu den bei 23° ausgeführten vorigen Versuchen, bei 0° vorgenommenen Versuches 169 ist im wesentlichen dasselbe. Eine 4mal stärkere Wuchsstoffkonzentration beeinflusst den Wuchsstofftransport noch gar nicht; bei einer 16mal stärkeren Konzentration findet noch Transport statt. Wenn man dabei bedenkt, dass die Transportdauer hier 13 Stunden war, ist das Resultat dieses Versuches besonders überraschend.

Es ist deutlich, dass ganz besonders auch in diesen Versuchen die Diffusion des Wuchsstoffes im den Zylinderchen anhängenden Wasser die Ergebnisse sehr verwirren kann. Es ist denn auch sehr gut möglich, dass der Transport zu einer viel höheren Wuchsstoffkonzentration ohne die Beschränkung stattfinden kann, wie sie in den Versuchen zum Ausdruck kommt. So ist der letzte Wert von Versuch 147 nur etwa 60 %, d.i. noch nicht 7° höher als die Reihe der ersten, praktisch gleichen Werten. In diesem Falle war die Ausgangskonzentration des unteren Plättchens 700°. Nun ist es sehr gut möglich, und sicher nicht unwahrscheinlich, dass diese 7° d.h. 1 % der Wuchsstoffkonzentration des unteren Plättchens, durch Diffusion in dem, den Zylinderchen anhaftenden oder in den Gefässbündeln anwesenden (Vergl. S. 487) Wasser ins obere Plättchen gekommen ist.

Die hier erwähnten Versuche beweisen also, dass *der*

Wuchsstoff von Koleoptilzylinderchen vom Orte einer niederen zu dem einer viele Male höheren Wuchsstoffkonzentration unbeschränkt transportiert werden kann.

Ich will in diesem Zusammenhang noch auf eine eigenartige Konsequenz des eben festgestellten polaren Charakters des Wuchsstofftransportes hinweisen. Es hat sich in meiner vorigen Arbeit gezeigt, dass auf Agar befindlichen Koleoptilspitzen daran nur bis zu einer gewissen Grenze hin Wuchsstoff abgeben können. (van der Weij 1931). Es handelt sich dabei um ein Aufhören der Wuchsstoffbildung, welche wieder weiter erfolgt, wenn die Koleoptilspitzen auf neue, wuchsstoffreie Agarplättchen gestellt werden. (Vergl. du Buy 1930). Es ist nach den in diesem Paragraphen erhaltenen Ergebnissen wohl klar, dass die höchste erreichbare Wuchsstoffkonzentration im Agar weit über diejenige in der Koleoptilspitze hinausgehen kann, und dass die Konzentration im Agar an und für sich also keinen Masstab für die gleichzeitig in der Koleoptile herrschende Wuchsstoffkonzentration ist.

§ 5. Vergleich der in diesem Abschnitt erhaltenen Ergebnisse mit andern physiologischen Erscheinungen.

Wenn wir uns zunächst auf die Avenakoleoptile beschränken, so können wir uns die Frage stellen, ob der polare Charakter des Wuchsstofftransportes vielleicht auch für andere Stoffe gilt. Dabei muss zuerst bemerkt werden dass durch die Gefässe der lebenden Pflanzenorgane normaliter ein polarer Wasserstrom stattfindet. Ein derartiger Wasserstrom in apikaler Richtung erfolgt auch durch die beiden Gefässbündel der Koleoptile. Ich habe diesen Transpirationsstrom in der von Strasburger (1891) eingeführten und neulich von Coster (1931) wieder verwendeten Weise sowohl an abgeschnittenen Koleoptilen mit, als auch an solchen ohne Spitze leicht beobachten

können. (Vergl. S. 487). Der polare Charakter dieses Stromes wird aber durch ausserhalb der Gefässe gelegene Faktoren verursacht und ist mit dem in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Wuchsstoffstrom nicht ohne weiteres vergleichbar.

Ich habe nun versucht, die oben gestellte Frage für ein paar Farbstoffe zu lösen. Ich habe dazu einige Bestimmungen mit methylenblau- und mit eosinhaltigem Agar ausgeführt. Erstens wurde der normale und der inverse Transport in der Weise bestimmt, dass ich farbstoff- anstatt wuchsstoffhaltigen Agar bei den gewöhnlichen Transportversuchen verwendete. Zweitens habe ich Farbstoffagar auf das basale oder das apikale Ende abgeschnittener, dekapitierter Koleoptile gebracht, welche mit dem anderen Ende in Wasser steckten. In keinem Falle zeigte sich auch nur eine Spur von Polarität. Dabei fand die Verbreitung der Farbstoffe, besonders diejenige des Methylenblaus (dieser Farbstoff wird stark im Agar und in den Zellwänden absorbiert) viel langsamer als der Wuchsstofftransport statt. Es sei hier eben noch bemerkt, dass das Eosin, ebenso wie das Auxin einen sauren, das Methylenblau einen alkalischen Charakter hat.

Wenn wir die Erscheinung des polaren Wuchsstofftransports betrachten, so dürfen wir nicht vergessen, dass es sich dabei um nur äusserst geringe Konzentrationen handelt. Nach Kögl und Haagen Smit (1931) verursachen Agarwürfelchen, mit einer Wuchsstoffkonzentration von $\frac{1}{30.000.000}$ (d.h. 1 mg Auxin in 30 Liter Wasser) eine Wuchsstoffkrümmung von 10°. Da das Molekulargewicht des Wuchsstoffes ungefähr 350 ist, so können wir auch sagen dass 1 Mol Auxin in 1 Liter Wasser nach der in dieser Arbeit verwendeten Nomenklatur (S. 395) eine Wuchsstoffkonzentration von 100 Million° gibt, und dass die von uns öfters verwendete Ausgangskonzentration von

100° also eine $\frac{1}{1.000.000}$ N oder $\frac{1}{30.000}$ % Lösung ist. Es handelt sich dabei natürlich vielmehr um mittlere als um genaue Werte; ich erwähne sie nur, um einen Eindruck der verwendeten Konzentrationen zu geben. Diese werden aber tatsächlich nicht mehr als 2mal höher oder niedriger gewesen sein.

Suchen wir eine Parallele für die Polarität des Wuchsstofftransportes, die sich in der Möglichkeit des Transports gegen ein gegebenes Konzentrationsgefälle äussert, so sei auf die Tatsache hingewiesen, dass der Zellsaft und der Blutungssaft mehrerer Pflanzen verschiedene Ionen in beträchtlich höherer Konzentration enthalten können als die Lösung in der sie kultiviert werden. Es muss hier also auch ein Transport gegen ein gegebenes Konzentrationsgefälle aufgetreten sein. Für die desbezügliche Literatur sei auf Kostytschew—Went, S. 64 hingewiesen. Es sei nur noch erwähnt, dass nach Hoagland und Davis (1923) Nitella sogar im Stande ist, praktisch alles Cl aus dem Aussenmedium heraus zu resorbieren.

Im Tierreich ist sowohl bei der Resorption im Darm, als bei der Sekretion in der Niere ein Stofftransport gegen ein Konzentrationsgefälle längst bekannt. Wir können uns aber kein Bild eines solchen Stofftransports entwerfen. Deshalb wollen wir auch nicht zu tief auf diese Erscheinungen eingehen. Was die Darmresorption betrifft, spricht Höber (1926) dabei von der „spezifischen Triebkraft der Darmwand", was aber nach Höber selber nur ein Namen für eine Reihe unbekannter Erscheinungen ist. So lesen wir auf S. 807 des erwähnten Standardwerkes, es „muss von dem Darm eine Konzentrationsarbeit geleistet werden. An welche Elemente sie gebunden zu denken ist, ist vorderhand nicht zu sagen." „Jedenfalls ergibt sich aber aus diesen Tatsachen, dass, was vorher als *die spezifische Triebkraft* bezeichnet wurde, d.h. die Wirkung, welche die lebenden Zellen

auf den Resorptionsprozess ausüben, wohl nichts Einheitliches ist, sondern in mehrere Summanden zerlegt werden muss, von denen jeder ein Rätsel für sich bedeutet."

Bei der Sekretion in der Niere ist die Sache noch viel komplizierter, weil die Niere die Fähigkeit besitzt, Harn zu sezernieren, welcher sowohl hyper-, als hypotonisch in Bezug auf die Blutflüssigkeit sein kann.

Auf diese, weit ausserhalb des von mir bearbeiteten Gebietes liegenden Erscheinungen genauer einzugehen, hat keinen Sinn. Ich beschränke mich also nur auf den Hinweis zu dem eben angeführten Parallelismus, und verweise wegen der Literatur auf diesem Gebiete auf die obenerwähnte Arbeit von Höber.

Ich habe schon einige Worte dem polaren Wasserstrom durch die Gefässe der Pflanzen gewidmet. Ich will jetzt besonders das Phänomen des Blutens etwas näher betrachten. Wenn ich davon absehe, auf die vielumstrittene Rolle der Endodermis (Vergl. Ursprung und Blum 1921, und Kostytschew—Went 1931) einzugehen, so können wir doch jedenfalls sagen, es handelt sich hier, genau so wie beim Wuchsstofftransport (Vergl. Abschn. VII, § 2 und 3) um eine vitale Erscheinung; auch hier wird ein Stoff (in diesem Falle Wasser) in *einer* bestimmten (hier in apikaler) Richtung von der Pflanze gleichsam durchgepumpt. Auch wenn man mit Kostytschew (Vergl. Zitat unten) annimmt, dass dieses Phänomen auf bis jetzt noch unbekannte osmotische (ich füge hinzu: und kapillarelektrische) Vorgänge zurückzuführen ist, so hängen doch wieder diese osmotischen und kapillarelektrischen Kräfte direkt mit der Lebensaktivität der Zelle zusammen, und wird damit der vitale Charakter des Blutungsvorgangs nicht geändert.

Wenn ich mich auch hier darauf beschränke, auf einen möglichen Parallelismus hinzudeuten, und auf die diesbezügliche Literatur nicht eingehen will, so möchte ich dennoch eine Erörterung Kostytschews (in Kosty-

tschew—Went 1931, S. 93) zitieren: „Fragen wir nach dem Mechanismus der Saftausscheidung, so kann zur Zeit eine eindeutige Antwort nicht gegeben werden. Es ist dies vielmehr das geheimnisvollste Problem auf dem gesamten Gebiete der Pflanzenphysiologie, was wohl auf unsere ungenügende Kenntniss des Wesens der osmotischen Vorgänge zurückzuführen ist."

Ausser bei den Blutungserscheinungen zeigt sich die Polarität des Wassertransports auch bisweilen im Phänomen der Guttation. So können z.B. intakte Avenakeimlinge in einer sehr feuchten Umgebung guttieren. Die Tatsache, dass dekapitierte Avenakeimlinge bisweilen schon bei einer Luftfeuchtigkeit von 85 % zu bluten anfangen, ist wohl jedem „Avenaforscher" bekannt. Es ist aber merkwürdig, dass in der Koleoptile nebeneinander stattfinden:

a. ein akropetaler Wasserstrom durch die Gefässbündel;
b. ein basipetaler Wuchsstoffstrom.

Ich komme darauf im VIII. Abschnitt näher zurück.

Auf die allgemeine Verbreitung der Polarität im Pflanzenreich [ein von Vöchting (1878) eingeführter Begriff] sei nur nebenbei hingewiesen. Ohne Zweifel ist jede Zelle einer höheren Pflanze polar organisiert. Nur haben wir noch nicht die geringste Ahnung von dem Wesen dieser Polarität. Vielleicht ist die von mir studierte Polaritätserscheinung nur ein bestimmter, untergeordneter Teil dieser generellen Polarität.

ABSCHNITT VI.

DIE ABHÄNGIGKEIT DES WUCHSSTOFFTRANSPORTS VON DER AUSGANGSKONZENTRATION DER WUCHSSTOFFLÖSUNG.

Wir haben im III. Abschnitt gesehen, dass die *relative* Intensität der (reinen) Diffusion von der Wuchsstoffkonzentration unabhängig ist, während die *absolute* Inten-

sität der Diffusion mit dieser Konzentration proportional verläuft. Weiterhin habe ich betont, dass in dieser Arbeit mit *Intensität* an und für sich immer die relative Intensität gemeint wird. Wir haben auch gesehen, dass die Geschwindigkeit der Diffusion von der Wuchsstoffkonzentration nicht beeinflusst wird.

Wie liegen nun die Verhältnisse beim Wuchsstofftransport in der Koleoptile? Um diese Frage zu beantworten habe ich zuerst bei 23° Transportversuche angestellt, bei welchen ich von Wuchsstoffkonzentrationen gleich 1mal, 2mal, 4mal, 8mal, und 16mal 62.5° oder 75° ausgegangen bin. In denselben Versuch wurden die Transportzeiten für alle verwendeten Wuchsstoffkonzentrationen gleich gewählt. Es war dann notwendig, in verschiedenen Fällen (bei den längeren Transportzeiten der höheren Wuchsstoffkonzentrationen) die zu bestimmenden Wuchsstoffkonzentrationen zuerst in der Weise zu verdünnen, dass man ein wuchsstoffhaltiges Agarplättchen einige Stunden lang auf ein oder mehrere wuchsstoffreien Plättchen hinlegt.

Ich habe die Ergebnisse dieser Versuche in der Abb. 19 kurvenmässig dargestellt. Die relativen Transportwerte bei den verschiedenen Ausgangskonzentrationen sind in der üblichen Weise in den grösseren graphischen Darstellungen der Abbildung wiedergegeben worden. Die dick ausgezogenen Linien verbinden die experimentellen Werte. Die Zahlen bei den Kurven geben die Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes in ° an. In Versuch 160 bezieht sich die dick gestrichelte Kurve (der Deutlichkeit wegen in diesem Falle gestrichelt anstatt ausgezogen gezeichnet) auf die Ausgangskonzentration von 1200°. Unverkennbar weisen alle Kurven eines Versuches auf denselben Punkt der Abszisse hin. Das wird besonders deutlich, wenn man die dünn ausgezogenen Linien betrachtet, welche als die wahrscheinlich geltenden Kurven durch die experimentellen Werte gezogen worden sind.

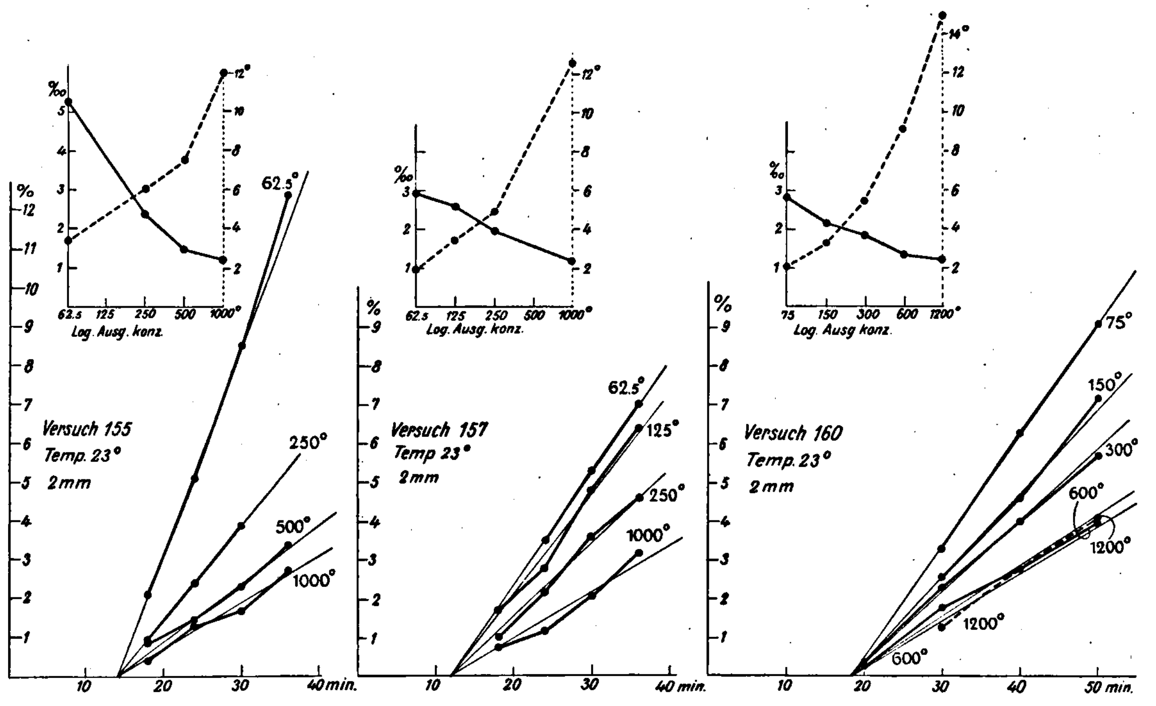


Abb. 19. *Grosse Abbildungen:* Verlauf des Wuchsstofftransports bei 23° bei verschiedener Ausgangskonzentration der Wuchsstofflösung (bei den Kurven angegeben). Koleoptilzylinderchen 2 mm lang. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport. *Kleine Abbildungen:* Ausgezogen: die Abhängigkeit der *relativen* Transportintensität in ‰ (ausgezogene Ordinate) von der Konzentration der Wuchsstofflösung (logarithmische Abszisse). Gestrichelt: die Abhängigkeit der *absoluten* Transportintensität in ° (gestrichelte Ordinate) von der Wuchsstoffkonzentration.

Die Abhängigkeit der relativen Transportintensität von der Wuchsstoffkonzentration ist für die verschiedenen Versuche ausgezogen, neben der Abhängigkeit der absoluten Transportintensität gestrichelt in den kleineren graphischen Darstellungen der Abbildung 19 wiedergegeben. Die Abszisse gibt die Logarithmen der Ausgangswuchsstoffkonzentration, die linke, ausgezogene Ordinate die relative Transportintensität in $^0/_{00}$, die rechte, gestrichelte Ordinate die absolute Transportintensität in ° pro Minute an. Aus diesen Darstellungen erfolgt also, dass:

a. die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports in der Koleoptile von der Wuchsstoffkonzentration unabhängig ist.

b. zwar die **absolute** *Intensität des Wuchsstofftransports mit der Konzentration der Wuchsstofflösung* **ansteigt,** *dass die* **relative** *Transportintensität bei ansteigender Wuchsstoffkonzentration jedoch* **abnimmt.**

Wir haben im IV. Abschnitt gesehen, dass der Wuchsstofftransport bei 0° nach ganz anderen Gesetzen erfolgt als bei 23°, und zwar nach dem Diffusionsschema (Abbildung 5 B) statt findet. Es kam mir also wichtig vor, auch bei 0° zu untersuchen, in wiefern der Wuchsstofftransport von der Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes beeinflusst wird. Ich habe dazu den in Abbildung 20 (in derselben Weise wie die vorigen) dargestellten Versuch ausgeführt, auch wieder mit einer Ausgangskonzentration gleich 1mal, 2mal, 4mal, 8mal, und 16mal 62.5°. Der allgemeine Verlauf der Kurven stimmt vollkommen mit den Resultaten der bei 23° ausgeführten Versuchen überein. (Abb. 19 A, B und C).

Das kommt am besten in der kleinen graphischen Darstellung Abb. 20 zum Ausdruck. Abszisse: die Logarithmen der Ausgangskonzentration; ausgezogene Ordinate links: die relative Transportintensität in $^0/_{00}$ (dazu gehört die ausgezogene Kurve); gestrichelte Ordinate rechts: die absolute

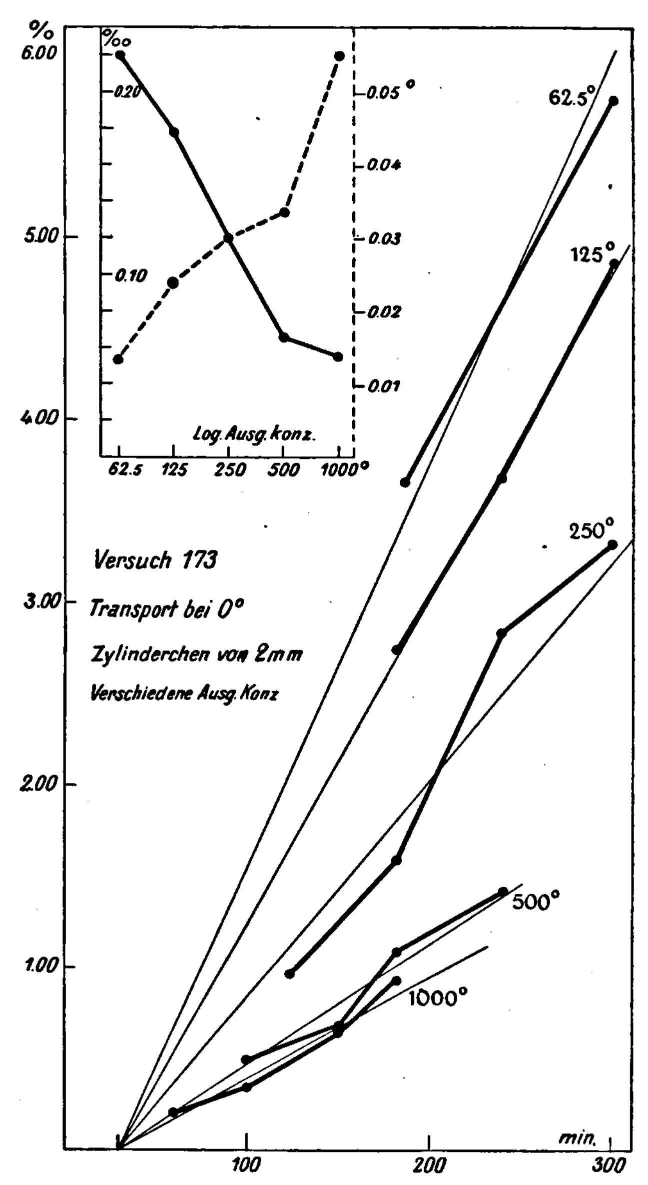


Abb. 20. *Grosse Abbildung:* Verlauf des Wuchsstofftransportes bei 0° bei verschiedener Ausgangskonzentration der Wuchsstofflösung (bei der Abbildung angegeben). Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport. *Kleine Abbildung:* Ausgezogen: die Abhängigkeit der relativen Transportintensität in ‰ (ausgezogene Ordinate) von der Konzentration der Wuchsstofflösung (logarithmische Abszisse). Gestrichelt: die Abhängigkeit der absoluten Transportintensität in ° (gestrichelte Ordinate) von der Wuchsstoffkonzentration.

Transportintensität in ° (gestrichelte Kurve). Wir sehen also dass:

a. auch bei 0° die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports von der Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes unabhängig ist.

b. auch bei 0° **steigt** *zwar die* **absolute** *Intensität des Wuchsstofftransports mit der Konzentration der Wuchsstofflösung* **an,** *allein die* **relative** *Transportintensität* **nimmt** *bei ansteigender Wuchsstoffkonzentration* **ab.**

Ich habe schon im III. Abschnitt darauf hingewiesen, dass der Wuchsstofftransport bei 0°, wenngleich er auch nach dem Diffusionsschema (Abb. 5 B) erfolgt, doch keine einfache Diffusionserscheinung ist, weil auch hier der Transport nur polar stattfindet. Es kommt jetzt noch dazu, dass das Resultat des eben erwähnten Versuches auch anders sein müsste, wenn wir hier ohne weiteres mit Diffusion zu tun hätten. Es wäre dann die relative Transportintensität von der Ausgangskonzentration der Wuchsstofflösung unabhängig (Abschn. III).

Wenn nicht schon die Ergebnisse der in anderen Abschnitten (IV, V und VII) beschriebenen Versuche deutlich zeigten, dass der Wuchsstofftransport eine vitale Erscheinung ist, so würde das auch durch die Resultate dieses Abschnitts wahrscheinlich gemacht werden. Jetzt, weil wir wissen, dass der Wuchsstofftransport ein vitaler Vorgang ist, wundern uns diese Resultate nicht. Dennoch ist es sehr merkwürdig, dass der Transport bei 0° ebensoviel wie der Transport bei 23° von der Konzentration des Wuchsstoffes beeinflusst wird, weil es sich hier um grundverschiedene Transportmechanismen handelt (Abschn. IV und VII).

Im übrigen wird auf die Ergebnisse dieses Abschnitts im VIII. Abschnitt zurückgekommen.

ABSCHNITT VII.

DIE TEMPERATURABHÄNGIGKEIT DES WUCHSSTOFFTRANSPORTS.

§ 1. Einleitung.

Bei den in diesem Abschnitt beschriebenen Versuchen haben sich anfangs besondere Schwierigkeite ergeben. Als ich die Temperaturabhängigkeit des Wuchsstofftransports untersuchen wollte, hatte ich mir vorgestellt, folgenderweise arbeiten zu können. Ich gehe von dem Transport bei 23° (Temperatur des Versuchszimmers) aus und vergleiche jeweils den Transport bei einer beliebigen anderen Temperatur mit dem Transport bei dieser Standardtemperatur. Man kann das mathematisch so ausdrücken: ich will *a, b, c, d,* usw. in ihren gegenseitigen Verhältnissen kennen lernen. Das mache ich nun derart, dass ich *b, c, d,* usw. einzeln in Bezug auf *a* bestimme. Es hat sich aber bald gezeigt, dass zwischen dem Verlauf des Wuchsstofftransports bei verschiedenen Temperaturen in verschiedenen Versuchen nicht immer der gleiche Zusammenhang besteht. Deshalb ist man gezwungen, den Verlauf des Wuchsstofftransports über den ganzen Temperaturbereich hin schon in jedem Einzel-Versuch zu bestimmen. Das war aber praktisch unmöglich. Wohl aber habe ich Transportbestimmungen bei gleichzeitig 6 verschiedenen Temperaturen ausführen können. Der „beschränkende Faktor" des in einem einzigen Versuch Erreichbaren liegt in diesem Falle in der Wuchsstoffanalyse. Das lässt sich wohl verstehen, wenn man bedenkt, dass für die Analyse eines solchen Versuches, wobei der Transport bei 6 verschiedenen Temperaturen gleichzeitig bestimmt wird, 26 Wuchsstoffbestimmungen ausgeführt werden müssen. Für den Verlauf des Transports bei einer einzigen Temperatur werden nämlich immer 4 Transportbestimmungen ausgeführt, weil immer die Möglichkeit besteht, dass entweder bei der

geringsten Transportzeit noch keine nachweisbare Wuchsstoffmenge im unteren Plättchen angelangt ist, oder dass die Bestimmung der bei der längsten Transportzeit transportierten Wuchsstoffmenge eine Grenzwinkelbestimmung ist. Für 6 Transporttemperaturen sind also 24 Wuchsstoffbestimmungen notwendig, während obendrein bei jedem Versuch noch eine Bestimmung zur Ermittlung der Ausgangskonzentration, und eine Bestimmung für den Grenzwinkel vorgenommen wird (Vergl. Abschn. II, § 2*b*). Zusammen also 26 Wuchsstoffbestimmungen. Das heisst: 26mal 8—12 [1]) Avenakeimlinge zum ersten Mal dekapitieren, 26mal diese Anzahl zum zweiten Male dekapitieren, Primärblatt losziehen und mit der Schere abschneiden und innerhalb 50 Minuten [2]), nachdem der erste Keimling zum zweiten Male dekapitiert wurde, anfangen, die zweimal dekapitierten Keimlinge mit Agarwürfelchen zu versehen. Und auch dieses Aufsetzen der 26mal 8—12 Agarwürfelchen soll innerhalb 50 Minuten [2]) geschehen. Ich habe bei solchen Versuchen immer die Hilfe meiner Braut gehabt, die sich die Mühe genommen hat, sich in diese schwierige Technik einzuarbeiten. Dennoch lag hier die Grenze des in einem Versuch Erreichbaren, weil die Ermüdung des Experimentators über diese Grenze hinaus keine erfolgreiche Arbeit mehr zulässt.

In Anbetracht dieser beschränkten Versuchsmöglichkeit habe ich nun gleichzeitig bei den folgenden Temperaturen Transportbestimmungen gemacht:

a. zwischen 0° und 23°;
b. zwischen 16° und 45°;
c. zwischen 28° und 65°.

[1]) Die Anzahl der für eine Wuchsstoffbestimmung notwendigen Keimlinge.

[2]) Ist diese Zeit länger, so trübt die sogen. „Regeneration einer physiologischen Spitze" die Genauigkeit der Wuchsstoffbestimmungen.

Die besondere Methodik der Temperaturversuche habe ich bereits im II. Abschnitt (§ 5) besprochen.

§ 2. Die Versuche.

Bevor ich dazu übergehe, die wichtigen Transportversuche über ein grosses Temperaturgebiet hin, zu behandeln, will ich zuerst einen Versuch erwähnen, der mehr oder weniger als Kontrollversuch betrachtet werden muss. Wenn ich nämlich den Transport bei einer andern als der Temperatur des Versuchszimmers (23°) untersuchen will, so findet der Transport in einem dazu konstruierten Thermostaten statt. Meistens wurde nun derart verfahren, dass die, die unteren Agarplättchen enthaltenden Teile der Transportapparate, welche später in denselben Thermostaten gesetzt werden sollten, zuerst alle mit Koleoptilzylinderchen versehen wurden. Darauf wurden sie alle möglichst gleichzeitig mit ihren oberen, Wuchsstoff enthaltenden Plättchen bedeckt und in den Thermostaten gestellt. Man kann sich jetzt die Frage stellen, ob der Verlauf des Wuchsstofftransports vielleicht auch anders wäre, wenn die unteren Plättchen mit den Koleoptilzylinderchen sich zuerst einige Zeit lang bei der Temperatur des Thermostaten befunden hätten. Ich habe diese Frage nun derart untersucht, dass ich gleichzeitig bei Zimmertemperatur (23°) und bei 15° den Verlauf des Wuchsstofftransports durch 4 mm lange Zylinderchen untersucht habe: *a.* wenn das wuchsstoffhaltige Agarplättchen gleich, nachdem die Zylinderchen auf das untere Plättchen gesetzt worden waren, auf die Zylinderchen gelegt und das ganze unmittelbar darauf in die Transporttemperatur gebracht wurde; *b.* wenn das untere Plättchen mit darauf befindlichen Koleoptilzylinderchen zuerst ohne wuchsstoffhaltiges oberes Plättchen 40 Minuten lang bei der Transporttemperatur verweilte, und erst dann mit dem oberen, wuchsstoffhaltigen Plättchen versehen wurde.

Ich habe die Resultate dieses Versuches in Abbildung 21 wieder in der üblichen Weise graphisch dargestellt. Dabei gilt die ausgezogene Kurve für *a* (mit „direkt"bezeichnet),

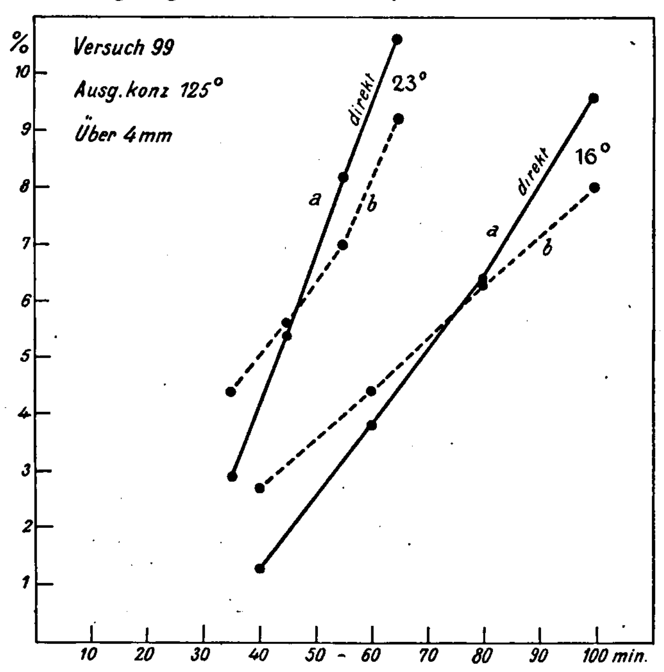


Abb. 21. Wuchsstofftransport bei 23° und 16° durch 4 mm lange Koleoptilzylinderchen. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

———— gültig für Zylinderchen, welche gleich, nachdem sie aus der Koleoptile geschnitten worden waren, für den Transport benutzt wurden.

— — — — gültig für Zylinderchen, welche, nachdem sie aus der Koleoptile geschnitten worden waren, sich zuerst 40 Minuten lang bei der Transporttemperatur auf den unteren Plättchen befunden hatten.

die gestrichelte für *b*. Der Verlauf der Kurven *a* und *b* weist nur ziemlich geringe Unterschiede auf, obgleich zugegeben werden muss, dass ein Unterschied da ist. Dieser

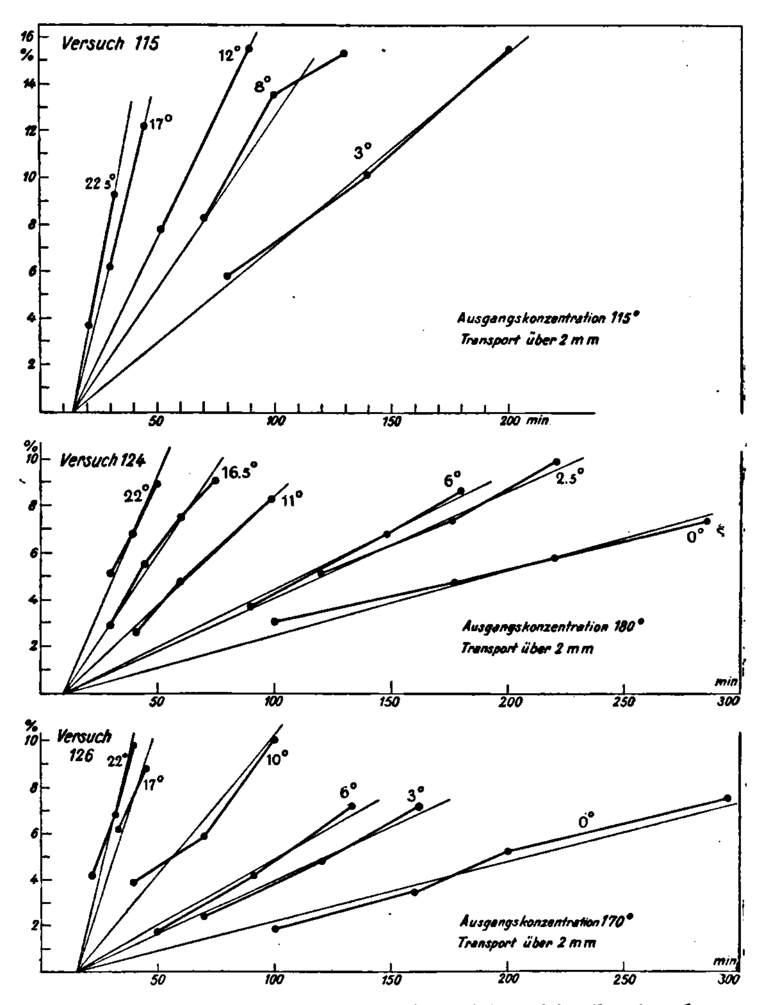


Abb. 22. Drei Transportversuche bei gleichzeitig 5 oder 6 verschiedenen Temperaturen zwischen 0° und 23°. Länge der Zylinderchen und Ausgangskonzentration sind in der Abb. angegeben. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

Unterschied ist aber sowohl bei den Zylinderchen, welche immer nur bei 23° gehalten, als bei denjenigen, die später auf 15° gebracht wurden, in gleichem Masse vorhanden, und kann also nicht der Temperaturänderung zugeschrieben werden.

Im übrigen sind alle anderen Transportversuche in der soeben mit *a* angegebenen Weise behandelt worden, somit sind auch alle Bestimmungen eines Temperaturversuches vollkommen vergleichbar.

Die Abbildung 22 stellt kurvenmässig die Werte der Versuche dar, welche ich im Temperaturgebiet von 0° bis 23° ausgeführt habe. In allen diesen drei Versuchen war die Länge der benutzten Transportzylinderchen gleich 2 mm. Die Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes ist bei jeder der auch im übrigen in der gewöhnlichen Weise dargestellten Versuchskurven angegeben. Des besseren Vergleichs wegen sind die Skalen der drei Darstellungen gleich gewählt. Die dicken Linien verbinden die experimentellen Werte; die dünn ausgezogenen geben den meinem Erachten nach wahrscheinlichen Verlauf des Transports an. Sie weisen in jedem Versuch auf denselben Punkt der Abszisse hin. Ich kann mich nämlich des Eindrucks nicht erwehren, dass diese Linien sich tatsächlich in diesem einen Punkt vereinigen. Betrachtet man diese „wahrscheinlichen" dünnen Linien in Bezug auf die experimentellen Werte, so ist es keinenfalls zu leugnen, dass sie mit der von mir gegebenen Vorstellung vorzüglich übereinstimmen. Es ist wohl kaum möglich, einen besseren gegenseitigen Zusammenhang zwischen den Bestimmungen aufzufinden, als durch diese Vorstellung gegeben wird.

Betrachten wir jetzt Abbildung 23, welche in derselben Weise, aber in einer anderen Skala drei Versuche darstellt, in der der Transport zwischen 16° und 45° untersucht worden ist. Auch hier sind in den Darstellungen die Länge der Transportzylinderchen und die Ausgangskonzentration

des Wuchsstoffes angegeben, und die dicken und die dünnen Linien haben dieselbe Bedeutung, wie in den vorigen Versuchen. Und auch hier finden wir, dass die

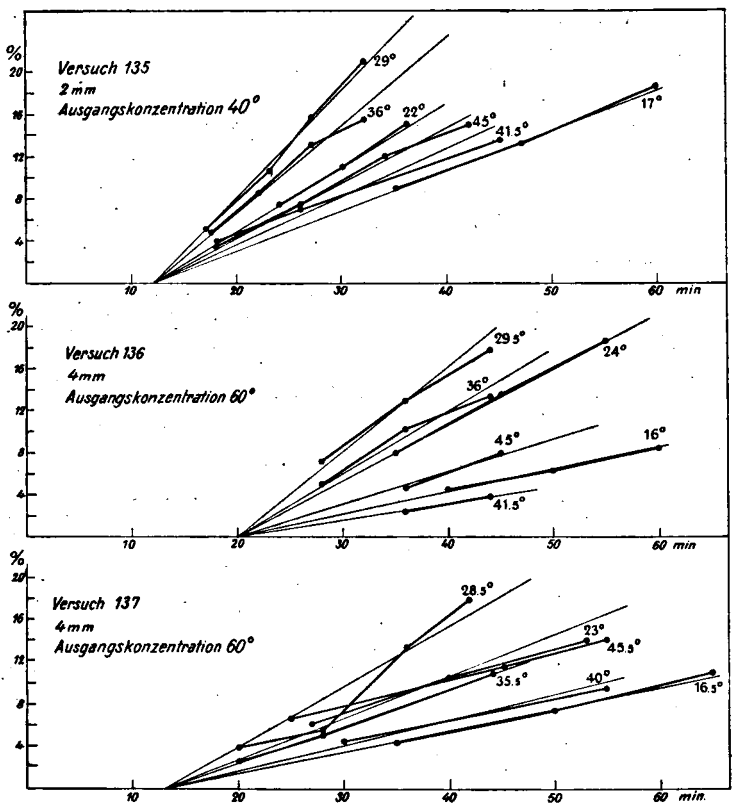


Abb. 23. Drei Transportversuche bei gleichzeitig 6 verschiedenen Temperaturen zwischen 16° und 45.5°. Länge der Zylinderchen und Ausgangskonzentration sind in der Abb. angegeben. Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport.

dünnen Linien sich in einem Punkt der Abszisse vereinigen. Wenn in einigen Fällen geringe Abweichungen da zu sein scheinen, (z.B. weisen die experimentellen Kurven für 23° und 45.5° in Versuch 137 mehr nach dem

Schnittpunkt der Abszisse und der Ordinate hin), so glaube ich dennoch, berechtigt zu sein, die „wahrscheinlichen" Kurven alle nach einem Punkt der Abszisse hinweisen zu lassen, weil die Abweichungen in den anderen Versuchen nicht, oder in entgegengesetztem Sinne, vorhanden sind.

Weil alle Transportkurven in einem Versuch also auf denselben Punkt der Abszisse hinweisen, (der aber von Versuch zu Versuch wieder anders liegt), und dieser Punkt den Masstab für die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports bildet, so ist daraus zu schliessen, dass *die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports in der Koleoptile von der Temperatur wahrscheinlich vollkommen unabhängig, aber von Versuch zu Versuch wieder verschieden ist.*

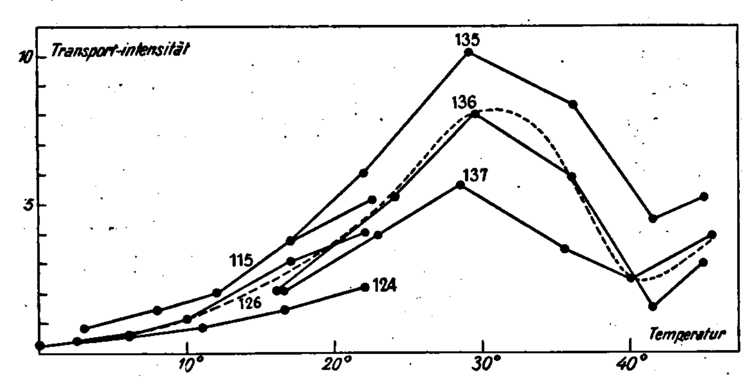


Abb. 24. Die Temperaturabhängigkeit der Wuchsstofftransportintensität der 6 in den Abb. 22 und 23 dargestellten Versuche. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Transportintensität in $^{0}/_{00}$. Die Nummer der Versuche, auf welchen sich die Kurven beziehen, sind dabei angegeben. Gestrichelt: Beispiel davon, wie die Temperaturabhängigkeit in einem mittleren Falle sein könnte.

Es ist natürlich nicht schwierig, aus den graphischen Darstellungen der eben besprochenen Versuche auch die Temperaturabhängigkeit der Transport*intensität* abzuleiten. Die Tangenten der dünn ausgezogenen Kurven geben

nämlich den Masstab für die pro Minute transportierte Wuchsstoffmenge an. Die Werte der Transportintensität aller bisher erwähnten Temperaturversuche der Abb. 22 und 23 sind in der Abbildung 24 zusammengestellt. Es ergeben sich dann 6 Kurven. Jede Kurve gibt die Temperaturabhängigkeit der Transportintensität für einen der erwähnten Versuche wieder, dessen Nummer bei den Kurven angegeben ist. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Transportintensität. Sehen wir von dem kleinen Anstieg oberhalb 40° ab, (ich komme darauf gleich zurück) so ist es klar, dass *die Intensität des Wuchsstofftransports dieselbe Temperaturabhängigkeit, wie alle Lebensprozesse aufweist, d. h. von einer typischen Optimumkurve dargestellt wird.* Das Optimum liegt hier ungefähr zwischen 29° und 32°. Aus anderen, noch zu erwähnenden Versuchen geht hervor, dass in bestimmten Fällen dieses Optimum auch beträchtlich höher liegen kann. Weiterhin ist nach dem S-förmigen Verlauf der für Versuch 115 und 126 geltenden Kurven zu erwarten, dass die Optimumtemperatur hier niedriger ist.

Obgleich man nicht erwarten kann, dass sich eine Avenapflanze oberhalb 40° bezüglich des Wuchsstofftransportes noch normal verhält, und es demgemäss an und für sich nicht besonders wichtig erscheint, dass die Intensität des Wuchsstofftransports dann wieder zunimmt, wie aus der Abb. 24 hervorgeht, so interessierte es mich dennoch, ob dieser Anstieg sich auch noch weiter verfolgen lassen würde. Ich habe dazu noch einige Transportversuche bei Temperaturen bis 65° ausgeführt. Ihre Ergebnisse sind in der üblichen Weise in den grossen graphischen Darstellungen der Abbildung 25 wiedergegeben. Die dicken ausgezogenen Linien verbinden wieder die experimentellen Werte, die dünnen ausgezogenen stellen den „wahrscheinlichen" Verlauf des Wuchsstofftransports dar, wie er aus den experimentellen Werten zu entnehmen ist. In Versuch 150 konnten die beiden experimentellen Werte für

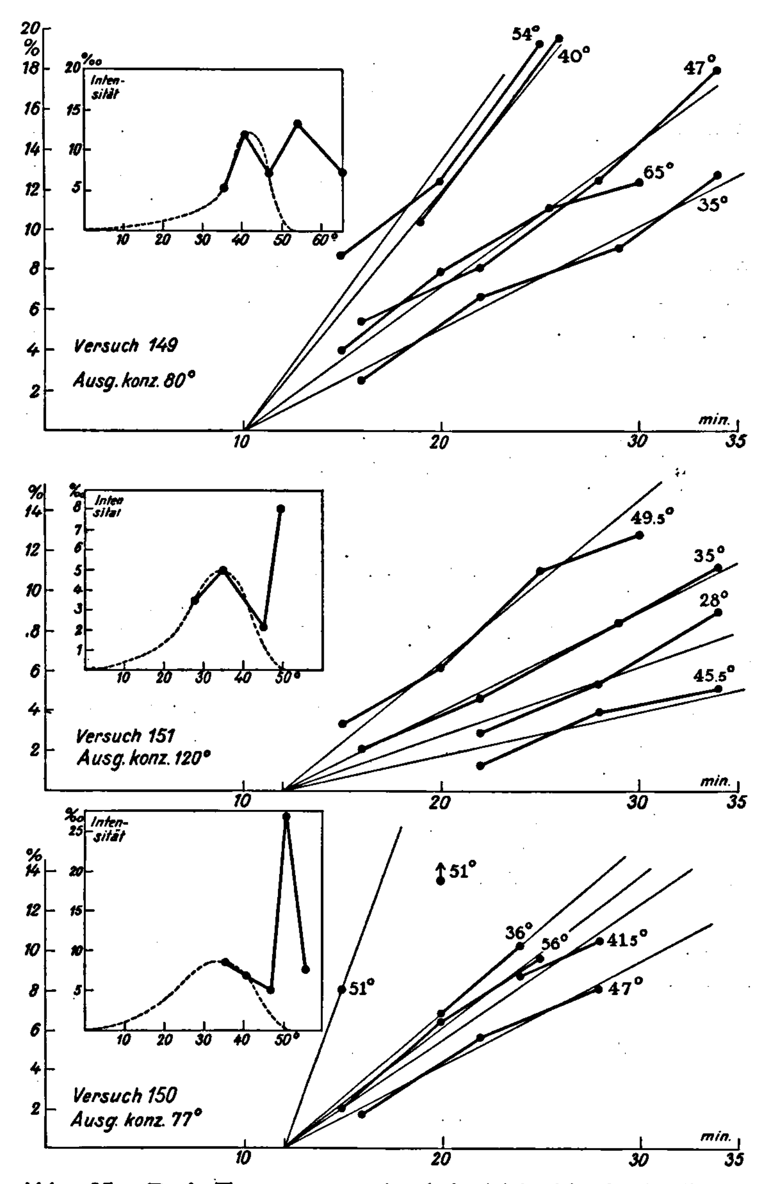


Abb. 25. Drei Transportversuche bei gleichzeitig 4 oder 5 verschiedenen Temperaturen oberhalb 28°. Zylinderchen 2 mm lang. Ausgangskonzentration: in den Abb. angegeben. *Grössere Darstellungen.* Abszisse: Zeit. Ordinate: Transport. *Kleinere Darstellungen.* Die Temperaturabhängigkeit der Intensität des Wuchsstofftransportes für jeden Versuch. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Transportintensität. Gestrichelt: die wahrscheinliche Temperaturabhängigkeit der Intensität des „normalen" Wuchsstofftransportes.

den Transport bei 51° aber nicht verbunden werden weil der zweite Wert eine Grenzwinkelbestimmung (vergl. Abschn. II und VII) ist, die Transportkurve für diese Temperatur also über diesen Wert hinaus verläuft. Aus den dünn ausgezogenen Linien ist die Transportintensität zu entnehmen. Die Transportintensitäten für die Versuche sind in den kleineren graphischen Darstellungen wiedergegeben. Abszisse: Temperatur. Ordinate: Transportintensität. Die gestrichelte Kurve in jeder Darstellung soll die von der Lebensaktivität der benutzten Avenapflanzen abhängige Transportintensität von der Temperatur angeben. Es zeigt sich, dass das Optimum der Wuchsstofftransportintensität bei diesen Versuchen beträchtlich höher liegt, wie bei den in Abb. 23 und 24 dargestellten Versuchen. So befindet sich dieses Optimum in Versuch 149 bei etwa 40°, in Versuch 151 und 150 bei etwa 35°. Ein Minimum ist in allen diesen Fällen nicht bei etwa 40°, wie in den vorigen Versuchen, sondern bei 45° bis 47° vorzufinden; darüber steigt die Transportintensität wieder stark an, hat ein zweites, viel höheres Optimum bei etwa 51° und sinkt dann wieder ab.

Die Resultate dieser Versuche unterscheiden sich also nicht wesentlich von denjenigen der vorigen Versuchsserie. Nur liegen hier das Transportintensitätsoptimum und das darauf folgende Minimum höher. Weiterhin kommt hier ein zweites Transportoptimum zum Vorschein. Ich betone aber nochmals ausdrücklich, dass es sich hier nicht um den Temperatureinfluss auf irgendwelche Leistungen oder Eigenschaften der lebenden Pflanze handelt, sondern um Schädigungs- und Abtötungsprozesse. Möglicherweise bekommen diese Resultate in anderem Zusammenhang noch einigen Wert, allein für das Verständnis des Wuchsstofftransports haben sie keinerlei Bedeutung.

An und für sich ist es auch nicht einzusehen, weshalb die Transportkurven der Abb. 25 gültig für Temperaturen,

bei welchen sicher keine Lebensprozesse mehr stattfinden, doch noch in einem Punkt der Abszisse zusammenkommen. Wenngleich dieses Verhalten auf Grund der Versuchswerte auch noch nicht so sicher erscheint, wie das unterhalb 45° der Fall ist, so berechtigt doch auch nichts zur Annahme von anderen Verhältnissen, als durch die dünn ausgezogenen, „wahrscheinlichen" Geraden wiedergegeben werden.

§ 3. Besprechung der im Abschnitt VII erhaltenen Ergebnisse.

Wir haben schon im IV. Abschnitt schliessen können, dass der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile bei normaler Temperatur nicht auf Diffusion beruhen kann. Die Resultate der in jenem Abschnitt beschriebenen Versuche mit verschieden langen Koleoptilzylinderchen schliessen diese Möglichkeit vollkommen aus. Dagegen verläuft der Wuchsstofftransport bei 0° nach den dort erhaltenen Ergebnissen wohl nach dem Diffusionsschema (Abb. 5 B). Auf die Frage, ob wir hier aber mit einer einfachen Diffusion zu tun haben, will ich jetzt nicht eingehen, und verweise dafür nach dem III. und VIII. Abschnitt. Jetzt interessiert uns nur, dass wir hier offenbar zwei grundverschiedene Transportarten vor uns haben. Diejenige, die bei 0° gilt, hat jedenfalls mit der Diffusion eine gewisse Ähnlichkeit, und man kann es als sehr wahrscheinlich betrachten, dass die lebende Zelle dabei nur eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Es ist wohl wahrscheinlich, dass diese „diffusionsartige" Transportart auch bei höheren Temperaturen eine gewisse Rolle spielt. Bei höheren Temperaturen sind die Gesetzmässigkeiten des Wuchsstofftransports aber derart, dass man hier einen kontinuierlichen *Strom* hat, dessen Intensität und Geschwindigkeit von der Länge der benutzten Koleoptilzylinderchen unabhängig ist. Man muss dann annehmen,

dass der „diffusionsartige" Transportmechanismus von einem „*Strom*mechanismus" überdeckt wird. Es besteht natürlich ein Übergangsgebiet, z.B. zwischen 0° und 10°, wo die beiden Transportmechanismen nebeneinander eine wesentliche Rolle spielen. Dieser Schluss ist so einleuchtend, dass ich es für überflüssig gehalten habe, dieses Übergangsgebiet noch zu analysieren. Ich habe weiter in diesem Abschnitt feststellen können, dass die Intensität des Wuchsstofftransports unterhalb 40—45° eine Temperaturabhängigkeit wie jeder beliebige Lebensprozess hat. Die Tatsache, dass die Transportintensität oberhalb 40—45° wieder ansteigt, interessiert uns deshalb nur wenig, weil man annehmen *muss*, dass die lebenden Pflanzenzellen von der zu hohen Temperatur in irgendwelcher Weise geschädigt worden sind.

Erstens muss schon auf die Tatsache hingewiesen werden, dass die Permeabilität des Protoplasmas mit der Temperatur stark ansteigt. So ist z.B. nach Delf (1916) die Wasserpermeabilität einer Zwiebelzelle bei 40° 14mal höher als bei 5°. Bei turgeszenten Zellen tritt aber bei dieser Temperatur nach einiger Zeit eine starke Wasserausscheidung auf, was wohl auf das Eintreten anormaler Zustände hindeutet. Wenn nun in unseren Koleoptilzylinderchen dasselbe eintritt, so bildet das ausgeschiedene Wasser eine beträchtliche neue, freie Diffusionsbahn für den Wuchsstoff. Und das bedeutet einen Anstieg des Wuchsstofftransports.

Dies letztere ist natürlich nur Hypothese. Ich glaube aber genügend gezeigt zu haben, dass man dem Wuchsstofftransport oberhalb 40—45° wegen der zu hohen Temperatur für die Kenntniss des „normalen" Transports nur wenig Wert beimessen darf.

Ich habe schon darauf hingewiesen, dass die Optimumtemperatur der Wuchsstofftransportintensität ziemlich verschieden sein kann. Das ist natürlich auch der Fall mit der maximalen Temperatur des „normalen" Transports

d. h. derjenigen Temperatur, bei welcher die Temperaturkurve der Wuchsstofftransportintensität wieder zu steigen beginnt. Das hat zur Folge, dass der Transport bei 45° in einzelnen Fällen wohl, (Abb. 25) in anderen aber nicht mehr (Abb. 24) im Gebiete des „normalen" Wuchsstofftransports liegt. In den ersten Fällen ist ein Wuchsstofftransport nach dem normalen „Strömungsschema" (Abb. 5 C), in den letzten ist ein anderer Transportmechanismus zu erwarten. Die drei in Abb. 12, S. 437 dargestellten Versuche haben einen Transport nach dem Strömungsschema, die Temperaturabhängigkeit von der Wuchsstofftransportintensität hierbei ist also wahrscheinlich derjenigen der in Abb. 25 dargestellten Versuche etwa gleich. Dagegen wird der Transport der in Abb. 24 dargestellten Versuche bei 45° wohl nicht mehr nach dem Strömungsschema stattfinden.

Betrachten wir jetzt die gestrichelte Kurve der Abbildung 24, welche in einem bestimmten Falle die Temperaturabhängigkeit der Transportintensität vorstellen mag. Aus dem Verlauf dieser Kurve *müssen* wir dann wohl schliessen, dass der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile mit der Lebensaktivität der lebenden Zellen zusammenhängt. Nur in der Nähe von 0° und oberhalb etwa 40° (diese Grenze wird in jedem Versuch wieder anders liegen) spielen andere Transportmechanismen als derjenige, den ich den „normalen" nennen will, eine wesentliche Rolle. Die Kurve, welche die Temperaturabhängigkeit dieses normalen (d.h. bei 23° geltenden) Wuchsstofftransportmechanismus darstellt, fängt somit bei 0° direkt auf der Abszisse an (d.h. hat dort einen Wert gleich 0) und endet zwischen 40 und 45° auch wieder auf der Abszisse. Es ist das die Kurve, welche auch die Temperaturabhängigkeit eines Lebensprozesses vollkommen darstellt.

Wir können die Resultate der in diesem Abschnitt erwähnten Versuche kurz folgendermassen zusammenfassen:

Der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile ist eine vitale Erscheinung.

Wir haben am Ende des III. Abschnitts gesehen, dass, falls der Transport des Wuchsstoffes in irgendwelchem direkten Zusammenhang mit der Protoplasmaströmung stehen würde, die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports mit der Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung parallel gehen müsste. Da die Protoplasmaströmung sehr stark von der Temperatur abhängig ist (Vergl. Hille Ris Lambers 1926), so müsste die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports auch eine sehr starke Temperaturabhängigkeit haben. Weiterhin hätte die *Intensität* des Wuchsstofftransports dann höchstens die gleiche Temperaturabhängigkeit wie die *Geschwindigkeit.* Wir finden aber eben, dass die *Geschwindigkeit* des Wuchsstofftransports *nicht,* die *Intensität* aber *besonders stark* von der Temperatur beeinflusst wird. Als zweiter Schluss der Ergebnisse dieses Abschnitts folgt also:

Zwischen den Wuchsstofftransport in der Koleoptile und der Protoplasmaströmung besteht nicht der geringste Zusammenhang.

ABSCHNITT VIII.

DER MECHANISMUS DES WUCHSSTOFFTRANSPORTES IN DER KOLEOPTILE.

Wir werden in diesem Abschnitt versuchen, uns eine Vorstellung vom Mechanismus des Wuchsstofftransportes aufzubauen, welche auf die experimentellen Befunde gegründet ist. Die wichtigsten Versuchsergebnisse sind deshalb unter Nachweis auf die Erwägungen des III. Abschnitts im nächsten Paragraph zusammengefasst, während die Abbildung 5 zum leichteren Verständnis hier nochmals als Abb. 26 abgedruckt worden ist.

§ 1. Zusammenfassung der wichtigsten Versuchsergebnisse.

1. Sowohl die *Geschwindigkeit*, als die *Intensität* des Wuchsstofftransports in der Avenakoleoptile sind von der

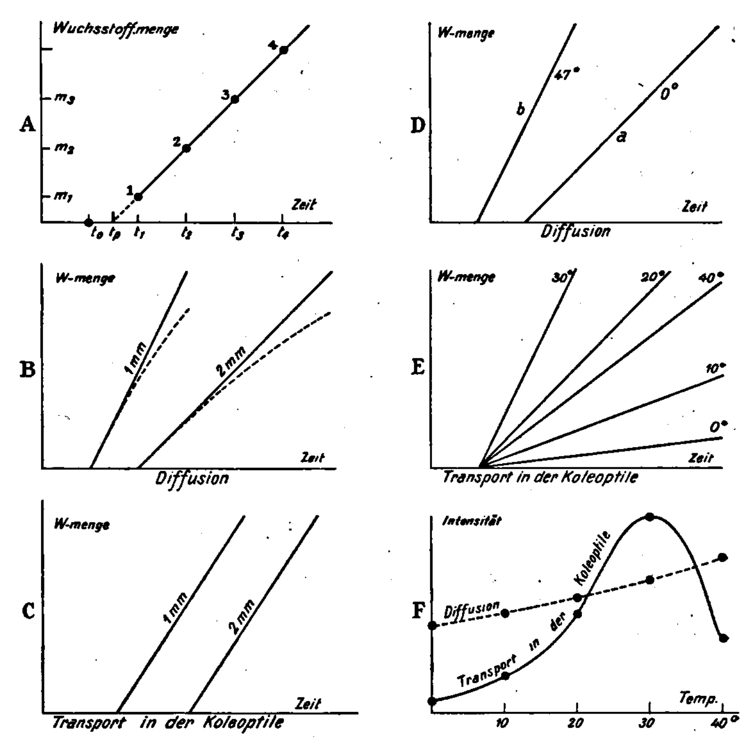


Abb. 26. A. Ableitung von Geschwindigkeit und Intensität der Diffusion. B. Diffusion über 1 und 2 mm. C. Wuchsstofftransport durch Koleoptilzylinderchen von 1 und 2 mm. D. *b*: die Diffusion bei einem 2 mal grösseren Wert der Diffusionskonstante *D* als bei *a*. (Wenn *a* gilt für 0°, gilt *b* für 47°) E. Wuchsstofftransport durch Koleoptilzylinderchen bei verschiedenen Temperaturen. F. Temperaturabhängigkeit: - - - - - - - - der Intensität und Geschwindigkeit der Diffusion im Agar, ———— der Intensität des Wuchsstofftransports in der Koleoptile.

Länge der benutzten Koleoptilzylinderchen unabhängig. (Schematisiert in Abb. 26 C dargestellt).

(Bei einer Diffusion wäre die Intensität dagegen der Länge der Koleoptilzylinderschen umgekehrt proportional. Schema 26 B).

2. Der Transport des Wuchsstoffes in der Koleoptile ist eine rein polare Erscheinung. Das kommt erstens dadurch zum Ausdruck, dass kein Wuchsstof die Koleoptile in apikaler Richtung passieren kann. Zweitens dadurch, dass bei gleichlanger Versuchsdauer und gleicher Ausgangskonzentration des oberen Plättchens daraus ebensoviel Wuchsstoff nach einem unteren Plättchen mit einer Wuchsstoffkonzentration gleich 0 hin transportiert wird, wie nach einer Wuchsstoffkonzentration hin, welche viele Male stärker als die Ausgangskonzentration des oberen Plättchens ist.

3. Bei zunehmender Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes nimmt zwar die *absolute Transportintensität zu*, die *relative* nimmt dann aber *ab*. Die Geschwindigkeit des Transports wird von der Ausgangskonzentration nicht beeinflusst.

   (Bei der Diffusion nimmt die *absolute* Transportintensität *der Konzentration* der Lösung *proportional* zu; die *relative* Transportintensität ist hier also *von der Konzentration unabhängig*).

4. Die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransports in der Koleoptile ist von der Temperatur sehr wahrscheinlich vollkommen unabhängig. Unterhalb 40—45° wird der Einfluss der Temperatur auf die Transportintensität von einer Optimumkurve dargestellt, welche die Temperaturabhängigkeit eines beliebigen Lebensprozesses wiedergeben könnte. (Oberhalb dieser Temperatur kann die Temperaturbeziehung des Wuchsstofftransports hier ausser Betracht gelassen werden, weil dann eine schädi-

gende Wirkung der Temperatur auf die lebende Zelle zu erwarten ist).

(Abb. 26 D zeigt die Temperaturabhängigkeit der Diffusion, 26 E diejenige des Wuchsstofftransports in der Koleoptile bei einer bestimmten Länge des Transportwegs. Bei der Diffusion werden Transportintensität und Transportgeschwindigkeit in gleichem Masse von der Temperatur beeinflusst. Abb. 26 F stellt sowohl die Temperaturabhängigkeit der Diffusionsintensität, als diejenige der Transportintensität in der Koleoptile dar).

5. Während Punkt 2 und 3 auch für den Wuchsstofftransport bei 0° gelten, erfolgt bei dieser Temperatur der Wuchsstofftransport bei verschiedener Koleoptillänge im Gegensatz zu Punkt 1 nach dem in Abb. 26 B dargestellten Diffusionsschema.

§ 2. Was kann man sich vom Mechanismus des Wuchsstofftransportes vorstellen?

Wir wollen zunächst vom Wuchsstofftransport bei 0° und oberhalb 40—45° absehen, und uns vorläufig nur mit dem „vitalen" Wuchsstofftransport beschäftigen. Wir haben dann gesehen, dass die lebenden Zellen einen Wuchsstoffstrom unterhalten (nach Punkt 4, Abb. 26 C), dessen *Geschwindigkeit* in den verschiedenen Versuchen zwar ungleich gross, jedoch in demselben Versuch bei verschiedener Temperatur immer dieselbe ist; während die *Intensität* des Stroms eine mit der Lebensaktivität der lebenden Zelle vollkommen parallele Temperaturabhängigkeit hat. (Punkt 4, Abb. 26 E und F). Damit ist es ausgeschlossen, dass die Protoplasmaströmung beim Mechanismus des Wuchsstofftransports eine wesentliche Rolle spielt, weil in jenem Falle die Transport*geschwindigkeit* von der Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung abhängig wäre, d.h. sehr stark von der Temperatur beeinflusst würde (Vergl. Hille Ris Lambers 1926); wogegen die Temperaturabhängigkeit

der *Intensität* in diesem Falle zwischen derjenigen der Diffusion (welche nur ein sehr geringes Q_{10} hat) und derjenigen der Protoplasmaströmung liegen müsste, also von der Temperatur niemals mehr als die Transport*geschwindigkeit* beeinflusst werden könnte. (Vergl. Abschn. III). Dabei ist der Wuchsstofftransport nach Punkt 2 eine äusserst polare Erscheinung während Punkt 3 in Zusammenhang mit seiner vitalen Natur wohl verständlich ist.

Es fragt sich nun, ob wir uns auf Grund dieser Schlüsse und Konklusionen eine Vorstellung vom Mechanismus des Wuchsstofftransportes aufbauen können. Und darauf ist die Antwort einfach: *Nein! das können wir nicht! Wir können hieraus das Wesen des Wuchsstofftransports nicht erschliessen!*

Wir können aber versuchen, uns ein Bild von einem Vorgang, oder von einer Reihe von Vorgängen zu schaffen, das so viel wie möglich eine Parallele zu den von uns studierten Erscheinungen zeigt. Ein solches Bild findet sich in einem Transportband, welches z.B. Sand transportiert. Dieses Transportband hat in unserem Falle eine konstante Geschwindigkeit, welche nicht von der Temperatur beeinflusst wird, während die Kapazität des Transportbandes, d.h. die Stoffmenge, welche jedes cm des Transportbandes enthalten kann, sehr stark von der Temperatur beeinflusst wird, und sozusagen von der „Lebensaktivität" der Einrichtung abhängig ist.

Nun weiss ich sehr gut, dass dieses Bild nicht im Stande ist, uns den Mechanismus des Wuchsstofftransports zu erklären. Denn es bleibt ja sehr rätselhaft, dass eben nur die Kapazität des Transportbandes, und nicht dessen Geschwindigkeit sozusagen mit der „Lebensaktivität" der Zellen verbunden zu sein scheint. Aber jedenfalls ist es ein gedanklicher Anhaltspunkt und kann bei eventueller weiterer Forschung seinen Nutzen haben.

Wir wollen jetzt auf dem Transport bei 0° zurückkommen. Wir haben gesehen, dass dieser Transport teilweise nach

den Diffusionsgesetzen verläuft (Abb. 26 B), während der polare Charakter (Punkt 5) eine reine Diffusion dagegen ausschliesst. Es ist mir nicht gelungen, dieses Paradoxon zu lösen. Ich kann mir auch kein Bild vorstellen, dass diese „polare Diffusion" verständlich machen könnte. Man ist dazu geneigt, eine reine Diffusion innerhalb jeder Zelle der Koleoptile anzunehmen. Dabei bekäme diese Diffusion ihren polaren Charakter dadurch, dass die Grenze zwischen zwei Zellen polar permeabel wäre, also die Wuchsstoffmoleküle nur in basaler Richtung passieren liesse. Wenn man diese Vorstellung dann aber weiter ausarbeitet, kommt man zum Schluss, dass damit eben der Diffusionscharakter eines solchen Wuchsstofftransportes fällt. Der Wuchsstofftransport bei 0° erscheint uns womöglich noch rätselhafter als der Transport bei höherer Temperatur.

In der letzten Zeit versuchen mehrere Autoren, einen Zusammenhang von „Erregungserscheinungen" mit elektrischen Erscheinungen aufzufinden. Ihre Versuchsergebnisse beschränken sich aber nur auf ein Zusammengehen und geben in keinem Falle eine Erklärung für die untersuchten „Erregungserscheinungen". Es scheint weiterhin wohl kaum zweifelhaft zu sein, dass bei jedem beliebigen Lebensprozesse elektrische Potentiale entstehen. Und man kann auch wahrscheinlich wohl immer Potentialdifferenzen an zwei verschiedenen Stellen eines Organismus aufzeigen, kann aber niemals sagen, ob man mit primären oder mit sekundären Erscheinungen zu tun hat.

Wenn wir uns nun fragen, ob der Wuchsstofftransport auf elektrische Erscheinungen zurückzuführen ist, so können wir diese Frage nicht anders lösen, als indem wir auch wieder nach Potentialdifferenzen suchen. Damit kommen wir aber nichts weiter, weil wohl auch in unserem Falle vorderhand nicht zu sagen ist, ob wir es hier mit primären oder mit sekundären Erscheinungen zu tun hätten. Ich habe derartige Bestimmungen deshalb auch unterlassen.

Indessen kommt es mir wohl wahrscheinlich vor, dass kapillar-elektrische Kräfte den Wuchsstofftransport versorgen. Bekanntlich ist der Wuchsstoff eine schwache Säure, kann somit durch elektrische Kräfte in Bewegung gebracht werden. Ausserdem wissen wir aus den Arbeiten der Prager Schule, dass die lebende Pflanzenzelle wohl immer Potentialdifferenzen aufrecht erhalten kann. Es würde sich nach dieser Vorstellung beim Wuchsstofftransport also um eine Art Elektro-endosmose oder (und) Kataphorese handeln. Eine solche Annahme macht es verständlich, wie es möglich ist, dass die *Geschwindigkeit* des Wuchsstofftransports *nicht*, seine *Intensität* so besonders *stark* von der Temperatur abhängig ist. Wir können uns nämlich denken, dass die elektrischen Ladungen, welche nach meiner Vorstellung den Wuchsstofftransport verursachen, bei jeder Temperatur gleich gross sind, während die Bahnen, welche dem Wuchsstofftransport zur Verfügung stehen, besonders stark von der Temperatur beeinflusst werden. Ich weise in diesem Zusammenhang nochmals daraufhin, dass die Ausgangskonzentration des Wuchsstoffes in den meisten Versuchen etwa $\frac{1}{1.000.000}$ N oder $\frac{1}{30.000}$ % betrug. Auf den Transportweg des Wuchsstoffes komme ich im nächsten Paragraphen zurück.

Ich will hier nicht unterlassen, auf die Möglichkeit hinzuweisen, dass die Arbeiten der Prager Schule (Keller, Gicklhorn, u.a.) uns diese Hypothesen näher zugänglich machen können. Das Wesentliche dieser Arbeiten, auf welche ich weiter nicht eingehen will, findet man in den Arbeiten: „Methoden der Bioelektrostatik". (Alderhalden: Hand. d. biol. Arb. meth., Abt. V, Teil II, H. 11) und „Elektrostatik in der Biochemie" 1929 (Sonderausgabe der „Kolloidchemische Beihefte", Bd. 28, H. 7—10). Vielleicht ist es möglich, die kapillar- und kolloidchemischen Grundlagen des Wuchsstofftransportes im Zusammenhang mit

den Einsichten dieser Forscher und mit Hilfe ihrer Methoden näher zu studieren.

Dass es sich bei Brauner's „polarer Permeabilität", (1930) und derartigen Erscheinungen schliesslich auch um kapillar-elektrische Erscheinungen handelt, sei auch noch beiläufig bemerkt.

Ich brauche wohl nicht zu betonen, dass jede Vorstellung, welche wir uns vom Mechanismus des Wuchsstofftransportes entwerfen, mit dessen vitalen Charakter zu rechnen hat, weil jedenfalls die Bedingungen für den Wuchsstofftransport mit der Lebensaktivität der Zellen zusammenhängen.

§ 3. An welche Elemente ist der Wuchsstofftransport gebunden?

Wir können uns jetzt die Frage stellen, an welche Elemente der Wuchsstofftransport gebunden zu denken ist. Es ist ja einleuchtend, dass dafür nur die lebenden Zellelemente in Betracht kommen können. Meines Erachtens gehört auch die Zellwand dazu, wenigstens bei derartigen wachsenden Zellen, mit denen wir zu tun haben. Es war dies bekanntlich die Auffassung Wiesner's (1886), welche aber verhältnismässig wenig anerkannt worden ist, obgleich sie in der letzten Zeit wieder etwas mehr in der Vordergrund tritt. Van Wisselingh (1925) sagt ganz vorsichtig in seiner Monographie: „Doch darf man die Zellwand ohne jede Beschränkung nicht für tot erklären." (S. 231). Heyn (1931) schliesst sich mehr der Meinung Wiesner's an, betrachtet die Zellmembran der wachsenden Koleoptilzelle als lebendig.

Es kommt mir lohnend vor, auf Wiesner's Ansichten etwas tiefer einzugehen. Wiesner selber hat seine Anschauungen derart zusammengefasst, dass durch seine ausführliche Argumentation „der Charakter der wachsenden Zellwand als lebendes, protoplasmaführendes Gebilde in

der Vordergrund gestellt und sowohl die Structur, als das Wachsthum und der Chemismus der Zellhaut den analogen Verhältnissen des Protoplasma näher gebracht wurde." (S. 78). Nach Wiesner gibt es also keine scharfe Grenze zwischen Protoplasma und Zellwand. Er stellt sich nämlich vor, dass die wachsende Zellwand teilweise aus „kleinen, runden, organisierten Gebilden, den Dermatosomen", teilweise aus Plasmasubstanz, den „Plasmatosomen" besteht. Die Plasmatosomen befinden sich überall zwischen den Dermatosomen. Im Grunde machen die modernen Forscher den gleichen Unterschied wenn sie von „Mizellen" und „Intermizellarsubstanz" reden. Man vergl. Frey-Wyssling (1930). Nach Wiesner's Anschauung geht nun das Wachstum der Zellwand an erster Stelle von diesen „Plasmatosomen" und nicht von dem „Zellenplasma" aus. Er kommt also zum Schluss, dass das Wachstum der Zellwand hauptsächlich durch Intussusception stattfindet, ohne dass er ein Wachstum durch Apposition als ausgeschlossen betrachtet. Heyn schreibt (S. 217): „Es fragt sich nun, ob unter den Einfluss des Wuchsstoffes die Mizellen oder die intermizellare Substanz sich ändert. Das Letztere scheint mir an wahrscheinlichsten". Diese Vorstellung von Heyn steht derjenigen Wiesner's also sehr nahe.

Es ist wohl merkwürdig, dass Heyn (1931) Wiesner als Anhänger der Appositionstheorie unrichtig zitiert. Denn meines Erachtens ist wohl keine andere, als eben Wiesner's Vorstellung im Stande, die Ergebnisse von Heyn's Arbeit: „Der Mechanismus der Zellstreckung", besser zu erklären. Ich komme darauf gleich zurück, will hier aber zuerst noch auf andere „moderne" Auffassungen Wiesner's hinweisen. In seiner Arbeit von 1880: „Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche II" zieht er schon die scharfe Grenze zwischen plastischer (er spricht von „ductiler") und elastischer Dehnung. Wir lesen auf S. 20—21 bezüglich des Entstehens der phototropischen

Krümmung: „Bei einseitiger Beleuchtung des krümmungsfähigen Organs geht in Folge Einwirkung der Lichtstrahlen die Ductilität der Gewebe an der Lichtseite rascher verloren als an der Schattenseite, durch weitere Lichtwirkung wird die Dehnbarkeit der beleuchteten Gewebe überhaupt in Vergleich zu jener der der Schattenseite angehörigen herabgesetzt. Durch diese Zustände der Zellmembran wird der Heliotropismus in den betreffenden Organen vorbereitet". Bis dahin stimmt diese Anschauung Wiesner's also auch sehr schön mit den modernen Auffassungen überein. Nur wissen wir jetzt, dass die Änderungen in der Plastizität an erster Stelle durch den Wuchsstoff verursacht werden.

Wir können uns die Plastizitäts- und Elastizitätsänderungen in der Zellwand infolge einer derartigen Beeinflussung des intermizellaren Plasmas so hervorgerufen denken, dass die Mizellen leichter längseinander beweglich gemacht wurden. Es würde sich nach meiner Vorstellung besonders um Aenderungen in dem kolloidalen Zustand des intermizellaren Plasmas handeln. Ich werde diese Erwägungen gleich in Zusammenhang mit dem Transport des Wuchsstoffes bringen. Ich will aber noch betonen, dass die junge, plastisch so besonders stark beeinflussbare Zellwand der wachsenden Koleoptile sicher nicht in der gleichen Weise aufgebaut ist als die in der letzten Zeit so häufig studierten Zellwände verschiedener Fasern, (Vergl. Frey-Wyssling 1930, und van Iterson 1927). Zum Beispiel ist jedenfalls der Zellulosegehalt der jungen Koleoptilzellwand viel geringer, ihr Pektingehalt grösser. Im übrigen kann die Struktur der Fasern hier ausser Betracht gelassen werden.

Kommen wir jetzt auf die Frage zurück, an welche Elemente der Wuchsstofftransport gebunden zu denken ist. Jedenfalls kommen die Gefässbündel dafür nicht in Betracht. Erstens findet dadurch ein starker Transpirationsstrom statt, welchen ich in der von Strasburger eingeführten und von Coster (1931) wieder verwendeten Weise

auf 60 bis 300 cm pro Stunde bei 20° C., und 65 % Feuchtigkeit sowohl bei intakten, als bei dekapitierten, abgeschnittenen Koleoptilen bestimmt habe. Die Koleoptilen wurden dazu unter Wasser abgeschnitten und darauf in eine Eosinlösung gesteckt. Das Fortschreiten des Eosins in den Gefässbündeln lässt sich dann sehr schön verfolgen. Man kann den Transpirationsstrom auch umkehren, wenn man abgeschnittene, dekapitierte Koleoptilen mit dem apikalen Ende in der Eosinlösung bringt. Er ist dann ungefähr ebenso schnell, wie im ersten Fall. So weit ich sehen konnte, beschränkt er sich aber immer auf das Xylem.

Es bliebe dann aber noch die Möglichkeit bestehen, dass der Wuchsstoff besonders im Phloem transportiert würde. Ein Wuchsstofftransport besonders durch die Gefässbündel überhaupt ist aber schon deshalb als ausgeschlossen zu betrachten, weil Koleoptilen, auf welche der Wuchsstoff an der Breitseite, d.h. zwischen den beiden Gefässbündeln angebracht wird, beträchtlich stärker krümmen als im normalen Falle, wenn das wuchsstoffhaltige Agarwürfelchen eben auf eins der Gefässbündel gesetzt wird. Die stärkere Krümmung im ersten Falle ist anatomischen Ursachen zuzuschreiben; falls aber ein einigermassen beträchtlicher Transport durch die Gefässbündel stattfinden würde, so wäre diese Krümmung diesenfalls sehr gering.

Der Wuchsstofftransport muss also hauptsächlich durch die gewöhnlichen Koleoptilzellen erfolgen. Er ist klar, dass ein solcher vitaler Transport nicht auf die Weise, wie nach Frl. Kok (1931) in bestimmten Fällen die Verbreitung von Koffein und Lithiumnitrat erfolgt, also nicht von Vakuole zu Vakuole stattfinden kann. Eine solche Annahme ist ja nur für eine rein physikalische Diffusion möglich. Dasselbe gilt für einen Transport durch die, hier übrigens spärlichen, Interzellularen.

Es bleiben dann nur noch das Protoplasma und die Zellwand als transportierende Elemente übrig. Nach Went

(1928*a*) und Brauner (1922) befindet sich das Protoplasma der Koleoptilzellen in lebhafter Bewegung. Es ist mir nicht gelungen, diese Beobachtungen zu bestätigen, was wohl der grossen Schwierigkeit solcher Beobachtungen und der baldigen Ermüdung meiner Augen beim Mikroskopieren zugeschrieben werden muss. Indessen zweifle ich sie nicht im Geringsten an. Ich habe aber schon betont, (Abschn. III und Abschn. VIII, § 2) dass zwischen dieser Protoplasmaströmung und dem Wuchsstofftransport nicht der geringste Zusammenhang besteht, weil die Geschwindigkeit des Wuchsstofftransportes von der Temperatur unabhängig ist. Es ist somit nicht wahrscheinlich, dass der Wuchsstofftransport durch das rotierende Plasma stattfindet.

Als möglicher Transportweg bleiben nun noch das wandständige, „ruhende" Plasma, und die Zellwand bestehen. Ich glaube indessen nicht, dass es sich hierbei um wesentlich geschiedene Organe handelt, sondern nehme vielmehr an, dass die „ruhende" Hautschicht des Protoplasmas gewissermassen als Zellwandsubstanz „in statu nascendi" betrachtet werden muss.

Der Tonoplast kommt deshalb nicht für den Wuchsstofftransport in Betracht, weil dann der Wuchsstoff doch das strömende Plasma zu passieren hätte, und dann auch mit der Protoplasmaströmung in Zusammenhang stehen würde.

Ein Stofftransport durch die Zellwände wurde neulich von Crafts (1931) verteidigt. Er nimmt einen basalen, massalen Transport von Wasser und organischen Stoffen im Sinne Münch's (1930) durch die Phloemwände an. Wir wollen ihn in seinen äusserst spekulativen Berechnungen jedoch lieber nicht folgen, um so mehr, weil Schumacher (1930) es wohl sehr wahrscheinlich gemacht hat, dass dieser Massenstrom von Wasser und Assimilaten tatsächlich durch das Lumen der Siebröhren stattfindet. Wir werden indessen auf den massalen Transport nicht eingehen.

Wir wollen jetzt die Möglichkeit eines Wuchsstofftrans-

portes durch die Zellwand (mit dazugehörigem „ruhendem", wandständigem Plasma) etwas näher betrachten. Ich möchte mir nun vorstellen, dass der Wuchsstoff sich dann infolge elektrischer, in der Zellwand gelagerter Kräfte zwischen den Mizellen im Zellwandplasma bewegt. Ich setze dabei eine Kontinuität des Zellwandplasmas voraus. Diese Vorstellung möchte ich derjenigen einer Plasmodesmenverbindung zwischen den Protoplasten zweier Zellen insofern gegenüberstellen, als ich die Plasmakontinuität in diesen jungen Zellen nicht speziellen Oeffnungen in der Zellwand zuschreiben will, sondern diese Kontinuität vielmehr im Plasmagehalt der ganzen, jungen Zellmembran suche.

Ein Wuchsstofftransport im Zellwandplasma lässt sich auch recht gut mit den Befunden von Heyn (1931) und Heyn und van Overbeek (1931) vereinigen. Ich habe schon im vorigen Paragraphen betont, dass die Wiesnersche Vorstellung der Zellwand meines Erachtens am besten zu dem Einfluss des Wuchsstoffes auf die Zellwand passt. Wenn Heyn sich nun vorstellt, der Wuchsstoff beeinflüsse primär nur das Protoplasma [1]), das dann wieder die Intermizellarsubstanz der Zellwand ändern würde, so möchte ich diese Vorstellung insofern ändern und vereinfachen, als ich die Intermizellarsubstanz also auch als Protoplasma betrachte. Ich glaube nun weiterhin, dass die Mizellen der jungen Zellwand auch in radialer Richtung (in Bezug auf die einzelne Zelle) mehr oder weniger gegeneinander beweglich sind, sodass sich dazwischen z.B. bei 20° viel mehr Raum, d.h. mehr gequollenes Plasma befindet als bei 10°, somit dem Wuchsstoff bei 20° auch eine im Querschnitt

[1]) Man vergleiche hiermit die von Noll (1892) gegebene Vorstellung. Ich zitiere S. 86: „Soweit die Membranen zur Ermöglichung der Wuchskrümmungen in Mitleidenschaft gezogen werden, geschieht das also allem Anschein nach durch Modifikation ihrer elastischen und plastischen Dehnbarkeit unter dem Einfluss plasmatischer Wirkungen".

grössere Transportbahn zur Verfügung steht als bei 10°. Man kann sich diese radiale Beweglichkeit der Mizellen, somit auch des Wuchsstofftransports vielleicht besonders an die jüngeren, inneren Lagen der Zellwand gebunden denken.

Es lässt sich in dieser Weise jedenfalls einsehen, wie es möglich ist, dass die *Intensität* des Wuchsstofftransports in Gegensatz zu der Transport*geschwindigkeit* so besonders stark von der Temperatur beeinflusst wird. Es müssen dann die kapillarelektrischen Kräfte, welche den Wuchsstofftransport verursachen, bei jeder Temperatur gleich gross sein.

Das sind natürlich nur äusserst hypothetische Vorstellungen. Vielleicht wird es einmal möglich sein, sie näher zu untersuchen.

§ 4. Die allgemeine Bedeutung dieser Arbeit.

Es fragt sich nun, inwiefern den Ergebnissen dieser Arbeit allgemeiner Wert zukommt. In engerem Sinne ist diese Frage mit der allgemeinen Verbreitung des Wuchsstoffes als Korrelationsträger eng verknüpft. Im weiteren Sinne interressiert uns die Verbreitung des hier aufgezeigten Transportmechanismus.

Ueberall, wo der Wuchsstoff an einer anderen Stelle seine Wirkung ausübt, als wo er entsteht, haben wir natürlich Wuchsstofftransport. Und das ist nicht nur in der Koleoptile der Fall. Wir erinnern an die Korrelation zwischen dem Wachstum des Blütenstiels und dem Vorhandensein der Infloreszenz bei Bellis perennis (Söding 1926). Frl. Uyldert (1927) hat gezeigt, dass der Wuchsstoff auch hier als Korrelationsträger auftritt. In einer andern Arbeit hat sie wahrscheinlich gemacht (1931), dass der Wuchsstoff eine gleichartige Rolle bei verschiedenen Pflanzen mit intercalarem Wachstum spielt. Meines Erachtens sind derartige Verhältnisse überall zu erwarten, wo die Ent-

fernung bestimmter Organe oder Organteile Wachstumshemmung von anderen Organen oder Organteilen verursacht. Solche Verhältnisse kommen gewiss viel häufiger vor, als man bis jetzt weiss und es wäre sehr lohnend, sie auch in anderen Fällen aufzusuchen und ihren Zusammenhang mit Wuchsstoff zu bestimmen.

Es ist zu erwarten, dass der Wuchsstoff in allen diesen Fällen auch polar transportiert wird. Es lässt sich natürlich nicht ohne weiteres sagen, ob der Mechanismus des Wuchsstofftransports überall mit dem Transportmechanismus bei der Avenakoleoptile übereinstimmt. Aber das ändert den ganz besonderen und fundamental neuen Charakter dieses Transportmechanismus nicht im Geringsten.

An und für sich berechtigt aber auch nichts zur Annahme, dass es sich hier um einen Sonderfall handle, der allein für die Kombination Wuchsstoff-Koleoptile zutrifft. Vielleicht gilt dieser Transportmechanismus in vielen andern Fällen für vollkommen andere Kombinationen. Ich brauche wohl nicht zu sagen, dass der Wert dieser Arbeit damit bedeutend zunehmen würde. Ich weise in diesem Zusammenhang auf die im V. Abschnitt gezogenen Parallelen bezüglich der Polarität des Wuchsstofftransportes hin.

Jedenfalls hoffe ich, dass die merkwürdigen Ergebnisse dieser Arbeit für viele Forscher eine Anregung sein werden, die damit verbundenen, besonders interessanten Fragen auch bei anderen Objekten zu untersuchen.

SCHLUSS.

Es ist nicht meine Absicht, hier nochmals eine Zusammenfassung der Versuchsergebnisse zu geben. Man findet dieselbe auf Seite 479. Ich möchte daran nur folgende Schlüsse hinzufügen, welche sich aus den Versuchsergebnissen ziehen lassen, und welche in einigen Worten die wichtigsten Resultate meiner Arbeit darstellen.

A. *Der Wuchsstofftransport ist ein vitaler Vorgang.*
B. *Dabei findet er nur rein polar statt.*
C. *Er ist von der Protoplasmaströmung vollkommen unabhängig.*

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Reichsuniversität zu Utrecht ausgeführt. Ich will auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went meinen herzlichen Dank aussprechen für sein stetes Interresse, seine lehrreiche Kritik, und besonders auch für die grosse Freiheit, welche ich bei der Bearbeitung der von mir untersuchten Probleme in seinem Laboratorium erfahren habe.

Herrn Prof. Dr. F. Kögl und Herrn Dr. A. J. Haagen Smit bin ich für die Ueberlassung der von mir verwendeten Wuchsstofflösungen zu vielem Dank verpflichtet.

Schliesslich ist der Wert der vorliegenden Arbeit zweifellos dadurch erhöht worden, dass Herr Prof. Dr. H. R. Kruyt so freundlich gewesen ist, den III., den VIII., und den 5. Paragraph des V. Abschnitts seiner Kritik zu unterziehen. Ich spreche ihm dafür meinen herzlichen Dank aus.

Meiner Braut bin ich für die Mithilfe bei meiner Arbeit sehr dankbar. Viele wichtige Versuchsergebnisse wären ohne ihre Hülfe sicher nicht erreicht worden.

LITERATURVERZEICHNIS.

Beyer, A., (1928). Beiträge zum Problem der Reizleitung. Zeitschr. f. Bot. 20, S. 321.

Bierberg, W., (1909). Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen. Flora 99, S. 82.

Boysen Jensen, P., (1910). Ueber die Leitung des phototropischen Reizes in Avenakeimpflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 28, S. 118.

Brauner, L., (1922). Lichtkrümmung und Lichtwachstumreaktion. Zeitschr. f. Bot. 14, S. 497.

———, (1930). Über polare Permeabilität. Ber. d. d. bot. Ges. 48, S. 109.

Birch-Hirschfeld, L., (1920). Untersuchungen über die

Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., 59, S. 171.
Buy, H. G. du, (1931). Ueber die Bedingungen, welche die Wuchsstoffproduktion beeinflussen. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amst. 34, S. 277.
Buy, H. G. du und Nuernbergk, E., (1929). Ueber das Wachstum der Koleoptile und des Mesokotyls von Avena sativa unter verschiedenen Aussenbedingungen. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 32, S. 614.
———, (1929). Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum von Koleoptile und Mesokotyl bei Avena sativa. Ebenda 32, S. 806.
———, (1930). Ueber das Wachstum der Koleoptile und des Mesokotyls von Avena sativa unter verschiedenen Bedingungen. Ebenda 33, S. 542.
Coster, C., (1931). Die Geschwindigkeit des Transpirationsstromes. Planta 15, H. 3.
Crafts, A. S., (1931). Movement of Organic Materials in Plants. Plant Physiology 6, H. 1.
Delf, E. Marion, (1916). Studies of Protoplasmic Permeability by Measurement of Rate of Shrinkage of Turgid Tissues I. The Influence of Temperature on the Permeability of Protoplasm to Water. Ann. of Bot. 30, S. 283.
Dolk, H. E., (1926). Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of Avena sativa for light and gravitation. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. 29, S. 1113.
———, (1930). Geotropie en Groeistof. Diss. Utrecht. 1930.
Frey-Wyssling, A., (1930). Mikroskopische Technik der Micellaruntersuchung von Zellmembranen. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 47, S. 1.
Fitting, H., (1925). Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jahrb. f. wiss. Bot. 64, S. 281.
———, (1928). Untersuchungen über Chemodinese bei Vallisneria. Jahrb. f. wiss. Bot. 67, S. 427.
Heyn, A. N. J., (1931). Der Mechanismus der Zellstreckung. Rec. d. trav. bot. néerl. 28, S. 113.
Heyn, A. N. J. und Overbeek J. van, (1931). Weiteres Versuchsmaterial zur plastischen und elastischen Dehnbarkeit der Zellmembran. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amst. 34, S. 1190.
Hoagland D. R. und Davis, A. R., (1923). The composition of the cellsap of the plant in relation to the absorption of ions. Journ. of gen. physiol. 5, S. 629.

Höber, R., (1926). Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. VI. Auflage. Leipzig.

Iterson G. van., (1927). De wording der plantaardige celwand. Chem. Weekblad 24, S. 166.

Keller, R. und Gicklhorn, J., (1928). Methoden der biolektrischen Biostatik. Handb. d. Biol. Arb. meth. Abt. V, Teil 2, H. 11.

———, u. a. (1929). Elektrostatik in der Biochemie. Kolloidchem. Beihefte, 28, H. 7—10.

Kienitz Gerloff, F., (1893). Protoplasmaströmungen und Stoffwanderung in der Pflanze. Bot. Ztg. 1893, S. 36.

Kögl, F. und Haagen Smit, A. J., (1931). Ueber die Chemie des Wuchsstoffs. Proc. Kon. Akad. v Wetensch. Amst., 34, S. 1411.

Kok, A. C. A., (1931). Ueber den Einfluss der Plasmarotation auf den Stofftransport. Proc. Kon. Akad. v. Wet. Amst. 34, S. 918.

Kostytschew, S. und Went, F. A. F. C., (1931), Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. II. Band. Verl. J. Springer, Berlin.

Lambers, M. Hille Ris, (1926). Temperatuur en Protoplasmastrooming. Diss. Utrecht. 1926.

Metzner, P., (1929). Ueber die Wirkung der Längskraft beim Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. 37, S. 527.

Münch, E., (1930). Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena.

Nuernbergk, E., (1932). Physikalische Methoden der pflanzlichen Lichtphysiologie. Abderhaldens Handb. d. biol. Arb. meth. Abt. XI—4.

Nuernbergk, E. und Buy, H. G. du, (1932). Die Analyse von pflanzlichen Wachstumsvorgängen mit kinematographischen Registriermethoden. Abderhaldens Handb. d. biol. Arb. meth. Abt. XI—4.

Noll, F., (1895). Ueber die Mechanik der Krümmungsbewegungen bei Pflanzen. Flora 81, S. 36.

Paál, A., (1914). Ueber phototropische Reizleitungen. Ber. d. d. bot. Ges. 32, S. 499.

———, (1919). Ueber phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. 58, S. 406.

Pfeffer. W., (1897). Pflanzenphysiologie. Bd. 1, 2. Auflage, Leipzig 1897.

Rawitscher, F., (1932). Der Geotropismus der Pflanzen. Jena 1932.

Sachs, J., (1863). Ueber die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora 64, S. 33.

Schumacher, W., (1930). Untersuchungen über die Lokalisation der Stoffwanderung in den Leitbündeln der höheren Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 73, S. 770.

Söding, H., (1926). Ueber den Einfluss der jungen Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. Jahrb. f. wiss. Bot. 65, S. 611.

Stark, P. und Drechsel, O., (1922). Phototropische Reizleitungsvorgänge bei Unterbrechung des organischen Zusammenhangs. Jahrb. f. wiss. Bot. 61, S. 339.

Strasburger, E., (1891). Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

Tsi-Tung Li, (1930). The appearance of the new physiological tip of the decapitated coleoptiles of Avena sativa. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. 33, S. 1201.

Ursprung, A. und G. Blum, (1921). Zur Kenntnis der Saugkraft IV. Die Absorptionszone der Wurzel. Der Endodermissprung. Ber. d. d. Bot. Ges. 39. S. 70.

Uyldert, I. E., (1927). The influence of the growth promoting substances or decapitated flowerstalks of Bellis perennis. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 30, S. 59.

———, (1931). De invloed van groeistof op planten met intercalaire groei. Diss. Utrecht.

Vöchting, H., (1878). Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn. 1878.

Vries, H. de, (1885). Ueber die Bedeutung der Zirkulation und Rotation für den Stofftransport in den Pflanzen. Bot. Ztg. 1885, S. 1. Opera collata e periodicis collata IV, S. 159.

Went, F. W., (1928a). Wuchsstoff und Wachstum. Rec. d. trav. bot. néerl. 25. S. 1.

———, (1928b). Die Erklärung des phototropischen Krümmungsverlaufs. Rec. d. trav. bot. néerl. 25 A., S. 483.

Weij, H. G. van der, (1931). Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amst. 34. S. 875.

Wiesner, J., (1880). Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche II. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math. Naturw. Kl. 43.

———, (1886). Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitz. ber. d. Wiener. Akad. 93. Abt. I S. 17.

Wisselingh, C. van, (1924—'25), Die Zellmembran. Linsbauer. Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. III, 2.

Zimmermann, W., (1927). Die Georeaktionen der Pflanzen. Ergebn. d. Biol. 2. S. 116.